SÉRIE C
N° D'ORDRE : 37
N° DE SÉRIE : 17

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Albert LUCAS

Maître-Assistant agrégé au C. S. U. de BREST

Première thèse : RECHERCHE SUR LA SEXUALITÉ DES MOLLUSQUES BIVALVES

Deuxième thèse : Progrès récents en Europe, d'une espèce envahissante *Hydrobia jenkinsi* Smith, Mollusque gastropode.

Soutenues le 25 mars 1965 devant la Commission d'examen

MM. R. A. POISSON ..... *Président*
P. MALLET .....
G. RICHARD..... *Examinateurs*
A. FRANC .....

PÉRIGUEUX
IMPRIMERIE P. FANLAC
12, rue Professeur-Peyrot
1965

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544722_0041

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

SÉRIE C
N· D'ORDRE : 37
N· DE SÉRIE : 17

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Albert LUCAS

Maitre-Assistant agrégé au C. S. U. de BREST

Première thèse : RECHERCHE SUR LA SEXUALITÉ DES MOLLUSQUES BIVALVES

Deuxième thèse : Progrès récents en Europe, d'une espèce envahissante *Hydrobia jenkinsi* Smith, Mollusque gastropode.

Soutenues le 25 mars 1965 devant la Commission d'examen

MM. R. A. POISSON ..... *Président*
P. MALLET .....
G. RICHARD..... *Examinateurs*
A. FRANC .....

PÉRIGUEUX
IMPRIMERIE P. FANLAC
12, rue Professeur-Peyrot
1965

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITÉ DE RENNES
FACULTÉ DE SCIENCES

Doyen	M. BOCLE.
Assesseurs	M. VILLERET, M. MAILLET.
Doyens Honoraires	MM. BOUZAT, MILON, TREHIN, SCHMITT, LE MOAL, MARTIN.
Professeurs Honoraires	MM. ANTOINE, BOUZAT, CONDUCHE, FREYMANN, ROHMER, TREHIN.
Maîtres de Conférences Honoraires	MM. MENEZ, GRILLET.

PROFESSEURS		MAITRES DE CONFERENCES ET CHARGES DE COURS
Mlle CHARPENTIER M. M. MARTIN Yves. Mlle LIBERMANN P. M. GLAESER G. M. GUERINDON J. M. BOCLE J. Mlle DELAVAULT H. M. BENZECRI J.-P. M. RIGUET J.	Sciences Mathématiques	M. METIVIER M. Mme BENZECRI-LEROY Fr. M. QUERRE J. M. BENABOU J. M. GIORGIUTTI Italo. M. LE GOFF Amédée.
M. VACHER M. M. VIGNERON L. M. LE BOT Jean. M. MONOD-HERZEN G. M. ROBIN S. M. LE MONTAGNER S. M. MEVEL Jean-Yves. M. MEINNEL J. Mme ROBIN-SALOMOND S. M. JOHANNIN P. Mme JOHANNIN-GILLES A. M. SUZOR.	Sciences Physiques	M. BRUN P. M. GALATRY L. M. GENIN R. Mme GENIN-GAUCHER J. M. REGENSTREIF E. M. PICARD E.
M. SALMON-LEGAGNEUR F. M. VENE Jean. M. LEVAS E. M. PELTIER D. M. VALLET P. M. PRIGENT J. M. FOUCAUD A. M. LANG Jean.	Sciences Chimiques	M. KERFANTO M. M. CARRIE Robert. M. GUERILLOT Cl. M. TESTE J. M. SAUMAGNE P. M. WEIGEL. M. DABARD.

M. Poisson R. M. Richard G. M. Maillet P. M. Boistel J. M. Allegret P.	Zoo-Biologie	M. Razet Pierre. M. Folliot Roger.
M. Hagene P. M. Nicollon des Abbayes. H. M. Villeret S. Mlle Goas Marie. M. Claustres G.	Biologie Végétale	Mme Moreau.
M. Milon Y. Mlle Renaud Alzine. Mlle Durand S. M. Philippot A.	Sciences de la Terre	

Le Conseiller Administratif des Services Universitaires:

M. Bourdiguel R.

RECHERCHE SUR LA SEXUALITÉ DES MOLLUSQUES BIVALVES

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION .. 117

PREMIÈRE PARTIE. — REPRODUCTION ET SEXUALITE chez *CHLAMYS VARIA* (L.)

Chapitre I. — CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES .. 119

A. — Les travaux antérieurs .. 119

B. — Remarques sur les populations de *Chlamys varia* en rade de Brest 120
1° Les peuplements de *Chlamys varia* .. 120
a) Peuplement exondables .. 120
b) Peuplements non exondables .. 121
2° Les espèces sessiles sur *Chlamys varia* .. 122
3° Etude de quelques populations de *Chlamys varia* .. 123
4° Origine des échantillons étudiés .. 124

Chapitre II. — LA GLANDE GENITALE ET SON FONCTIONNEMENT .. 125

A. — Anatomie sommaire de la glande génitale .. 125

B. — La caractérisation du sexe .. 126
1° Caractérisation du sexe et couleur de la gonade .. 126
2° Y a-t-il deux sortes d'ovocytes ? .. 128

C. — Les stades de maturité de la glande génitale .. 129
1° Etude macroscopique de la glande génitale .. 129
2° Echelles de Lubet et de Reddiath .. 130
3° Echelle pratique .. 130

D. — Le cycle annuel de reproduction .. 132
1° Variations saisonnières de la glande génitale .. 132
2° Comparaison avec les résultats précédemment publiés .. 133
3° Relation entre le cycle de reproduction et la température de l'eau de mer .. 134
4° Influence de la lumière sur le cycle de reproduction .. 135
5° Le cycle pondéral en relation avec le cycle de reproduction 136
6° Le cycle neurosecréteur en relation avec le cycle de reproduction .. 137

E. — Histologie et cytologie de la gamétogenèse .. 138
1° L'aspect des acini et la classification de Tranter .. 138
a) Les stades histologiques chez les mâles .. 138
b) Les stades histologiques chez les femelles .. 139
2° Cytologie de la gamétogenèse .. 139
a) Les techniques .. 139
b) La spermatogenèse .. 141
c) L'ovogenèse .. 143

F. — Repos sexuel et castration parasitaire de la gonade .. 144
a) La glande génitale au repos sexuel .. 144
b) La castration parasitaire de la gonade .. 146

G. — Origine et formation de la glande génitale .. 148
1° Les initiales génitales .. 148
2° La bosse de Polichinelle et la formation des acini .. 149
3° Ambisexualité juvénile .. 149

Chapitre III. — LES CHANGEMENTS DE SEXE chez *CHLAMYS VARIA* .. 151

A. — Les données des pourcentages sexuels .. 151
1° Détermination de l'âge en fonction de la taille .. 151
a) Les méthodes .. 151
b) Les résultats publiés .. 152
c) L'âge des Pétoncles en rade de Brest .. 153
2° Modalités de l'échantillonnage .. 154
3° Exposé des résultats .. 155
a) Les effectifs .. 155
b) La représentation graphique .. 156
4° Interprétation statistique .. 156

B. — Les données du marquage et des élevages .. 159
1° Mode de marquage .. 159
2° Techniques d'élevages .. 161
a) Les élevages en laboratoire .. 161
b) Les élevages en mer .. 161
3° Taux de mortalité .. 162
4° Résultats obtenus .. 162
5° Principaux types de changements de sexe .. 164

C. — Les données de l'histologie .. 167
1° Passage de la phase mâle à la phase femelle dans des acini mixtes .. 167
2° Passage de la phase femelle à la phase mâle dans des acini mixtes .. 170
3° Acini de sexes différents, juxtaposés .. 174

Conclusion .. 175

DEUXIÈME PARTIE. — LA RECHERCHE DE L'HERMAPHRODISME successif chez d'autres Bivalves par les méthodes statistique et histologique

Chapitre I. — Espèces à Hermaphrodisme successif .. 177

A. — *CHLAMYS DISTORTA* (Da Costa) .. 177
1° Différences entre *Chlamys distorta* et *Chlamys varia* .. 177
2° La glande génitale et le cycle de reproduction .. 178
3° L'hermaphrodisme successif, d'après les pourcentages sexuels 178
a) Interprétation des données de Reddiath .. 179
b) Données originales en rade de Brest .. 180
c) Comparaison avec *Chlamys varia* .. 181
4° L'aspect histologique de l'hermaphrodisme successif .. 183

Conclusion .. 184

B. — *GLYCYMERIS GLYCYMERIS* (L.) .. 184
1° La glande génitale .. 185
a) Etude macroscopique .. 185
b) Etude histologique .. 185
2° Le cycle de reproduction en rade de Brest .. 186
3° Les modalités de récolte .. 187
a) Différence entre les populations de Morlaix et de Brest 187
b) Influence du mode de dragage .. 188
4° Analyse des pourcentages sexuels .. 189
a) Exposé des données .. 189
b) Interprétation statistique .. 194
5° Etude histologique de l'hermaphrodisme .. 195
a) Cas d'hermaphrodisme chez les adultes .. 195
b) Hermaphrodisme juvénile et formation des gonades .. 197

Chapitre II. — Espèce à hermaphrodisme successif douteux: *VENUS STRIATULA* Da. Costa .. 199

A. — La reproduction chez *Venus striatula* .. 200
1° Etude macroscopique de la glande génitale .. 200
2° La gamétogenèse .. 200
3° Le cycle annuel de reproduction .. 201

B. — La sexualité de *Venus striatula* .. 201
1° Travaux antérieurs .. 201
2° L'hermaphrodisme postlarvaire et juvénile .. 202
a) Les initiales germinales .. 202
b) L'ébauche de glande définitive .. 202
3° Les pourcentages sexuels .. 203
a) Les variations du taux de masculinité par classes de tailles .. 204
b) Les variations du taux de masculinité par saisons .. 204

Chapitre III. — Espèces sans hermaphrodisme successif .. 206

A. — *Scrobicularia plana* (Da Costa) .. 206
1° Les donnees de la littérature .. 206
2° La glande génitale .. 206
3° La gamétogenèse .. 207
4° Le cycle sexuel .. 209
5° Les pourcentages sexuels .. 209

Conclusion .. 212

B. — *Donax trunculus* L. .. 214
1° Précisions sur l'espèce .. 214
2° La glande génitale et le cycle de reproduction .. 214
3° Les pourcentages sexuels .. 215

Conclusion de la 2e partie .. 216

Conclusion générale .. 217

Résumé .. 219

Bibliographie .. 221

INTRODUCTION

Lorsqu'en 1854 LACAZE-DUTHIERS entreprit l'étude des organes génitaux des Mollusques Bivalves, la question des sexes de ces animaux était encore mal connue.

Avant lui certains auteurs comme LEUWENHOECK, BASTER, BAER, Von SIEBOLD, estimaient que la plupart des espèces de Bivalves étaient gonochoriques, tandis que d'autres comme POLI, De BLAINVILLE, GARNER, DESHAYES admettaient un hermaphrodisme quasi général. La querelle devait durer plus d'un siècle. C'est ce qui explique que LACAZE-DUTHIERS entreprit une étude fort documentée sur quarante espèces récoltées à toute époque de l'année, tant sur les côtes françaises qu'espagnoles. L'auteur en conclut « que l'hermaphrodisme est l'exception, tandis que la séparation des sexes est la condition habituelle » (1854, p. 232).

Quarante ans plus tard, l'éminent malacologiste belge Paul PELSENEER arrive, par un travail d'ensemble sur la sexualité des Mol-

lusques, à de semblables conclusions. Il considère, lui aussi, que le gonochorisme est de règle chez les Lamellibranches et il s'applique à rechercher les exceptionnels hermaphrodites. Ainsi PELSENEER nous apparaît-il comme le continuateur de LACAZE-DUTHIERS.

Dès le début du XX^{e} siècle une autre notion va peu à peu se dégager : celle de l'hermaphrodisme successif. Cette fois les observateurs se placent d'un point de vue dynamique ; le facteur temps entre en ligne de compte, ce qui permet d'intégrer les changements de sexe à une notion plus large d'hermaphrodisme.

Ainsi, de 1927 à 1933, ORTON élucide la sexualité d'*Ostrea edulis* L., et de 1932 à 1943, COE donne une abondante littérature sur les changements de sexe des Huîtres américaines et des Tarets. LOOSANOFF (1936-1937) met de semblables phénomènes en évidence chez *Mercenaria mercenaria* (L.)

Dans une synthèse sur la sexualité des Lamellibranches, en 1943, COE, négligeant l'aspect morphologique, insiste sur la chronologie des inversions de sexes et établit des distinctions, parfois subtiles, entre ambisexualité fonctionnelle, sexualité consécutive, sexualité rythmique consécutive et sexualité alternative. De plus il montre l'intérêt de l'étude des ébauches génitales qui peuvent présenter de la néoténie ou sexualité juvénile.

A partir de 1951, BACCI, voulant exprimer tous les aspects de l'hermaphrodisme des Mollusques, propose une nouvelle nomenclature et suggère déjà une hypothèse sur le déterminisme du phénomène.

Enfin au cours de ces dernières années les travaux d'analyse se multiplient. Citons ceux de TRANTER (1958-1959) sur les Huîtres perlières du Pacifique, de LUBET (1953-1959) sur *Chlamys varia* (L.), de REDDIATH (1962) sur les Pectinidae, notamment *Chlamys distorta* Da Costa. Tous ces travaux décrivent des modalités d'hermaphrodisme successif. D'autres concernent la sexualité juvénile : ceux de DEROUX (1960) sur *Montacuta phascolionis* Dautzenberg et Fischer, ceux de ANSELL (1961) sur *Venus striatula* Da Costa.

On voit, par ces exemples, la diversité des espèces hermaphrodites qui furent longtemps considérées comme gonochoriques. Ainsi le sexe des Lamellibranches apparaît difficile à caractériser et nécessite des études minutieuses. Le doute devient la règle et, comme l'écrit A. FRANC, (1960, p. 2 026) « de nombreuses recherches seront encore nécessaires avant qu'il soit possible d'établir une liste exacte des Lamellibranches véritablement unisexués ».

Les contradictions et les lacunes concernant la sexualité des Bivalves s'expliquent d'une part par le caractère labile du sexe chez un grand nombre d'espèces, d'autre part par la difficulté des études sur ces animaux dont les parties molles sont quasiment inaccessibles à l'expérimentation.

C'est ce qui nous a conduit à choisir, pour une analyse de détail, *Chlamys varia* (L.), hermaphrodite successif, qui ne montre pas les inconvénients d'ordre anatomique si fréquents chez les Bivalves. En effet, les valves s'ouvrent largement et naturellement, la glande génitale est bien différenciée en une bosse de Polichinelle, on peut y faire des prélèvements répétés sans pour autant provoquer la mort de l'animal. Son élevage expérimental a été possible car il s'agit d'une espèce épigée semi-sédentaire, capable de reformer son byssus rapidement et de supporter des transferts. Enfin, par suite de l'abondance de l'espèce en rade de Brest, nous avons pu disposer d'un nombre important d'exemplaires: en quatre ans, nous en avons examiné 8 000.

Dans le présent travail, nous caractériserons l'allure et la fréquence des changements de sexe chez *Chlamys varia* par trois méthodes successives: la statistique, le marquage, l'histologie. Nous appliquerons ensuite certaines de ces méthodes à la connaissance de la sexualité de *Chlamys distorta* (Da Costa), *Glycymeris glycymeris* (L.), *Venus striatula* Da Costa et *Donax trunculus* L.

PREMIERE PARTIE

REPRODUTION ET SEXUALITÉ chez *CHLAMYS VARIA* (Linné), 1758

CHAPITRE I

CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES

A. — *LES TRAVAUX ANTERIEURS*

Comme pour l'ensemble des Lamellibranches, les erreurs et les confusions ont marqué les travaux du XIX^e^ siècle. Citons par exemple JEFFREYS (1863, p. 55) « All specimens (about twenty in number) examined by me on the 1^st^ of september 1862, at Oban, shed from time to time a milky fluid which I found was entirely composed of spermatozoa. (...) All these specimens had ovaries of a pale-yellow or cream colour. This seemed to me a sufficient proof of the monoescious character of the Scallop... » Précisons que « Scallop » désigne ici « *Chlamys varia* », car l'auteur a précédemment établi la différence avec l'hermaphrodite *Chlamys opercularis* (L.).

Pourtant, en 1854, LACAZE-DUTHIERS avait classé *Pecten varius* (= *Chlamys varia*) dans les gonochoriques, et la plupart des auteurs avaient adopté cette façon de voir. Il est évident que l'observation de JEFFREYS est entachée d'erreur, car il est hautement improbable que vingt échantillons examinés fussent tous hermaphrodites ! Il n'en reste pas moins que le doute subsistait.

En 1935 et 1938, DALMON publie deux notes consacrées à la biologie de *Chlamys varia* et à la sexualité des Pectinidés. Malheureusement ces articles, imprécis dans leur forme, contiennent de grossières erreurs dues à une observation très superficielle. Ainsi, d'après la couleur de la glande (critère insuffisant sur lequel nous reviendrons) DALMON imagine de multiples changements de sexe et conclut à un « hermaphrodisme transitoire protérandrique » sans donner ni figure, ni détail précis. Par une heureuse coïncidence il aboutit à un résultat proche de la vérité, malgré un raisonnement faux.

Ses écrits furent abondamment commentés et utilisés, car ils arrivaient à une époque où l'hermaphrodisme successif était à l'ordre du jour.

Coe (1945) se référant aux travaux de Dalmon écrit à propos de *Chlamys varia* « both spermatozoa and ova are formed in the same follicle » (1945, p. 683) et plus tard Bacci (1953) se basant sur l'article de Coe, classe *Chlamys varia* dans les « Ermafroditi successivi a maturazione distinta consecutiva ».

Le mérite de Lubet est de reprendre cette question, faussement résolue. En 1953 il met en évidence l'hermaphrodisme successif de *Chlamys varia*. Mais, à une exception près, il ne rencontre pas d'échantillons présentant les deux types de gamètes et, en 1959, dans son travail définitif, bien des questions restent en suspens (1). C'est ce qui nous a incité, avec les encouragements de M. Lubet, à expérimenter sur cette espèce.

B. — *REMARQUES SUR LES POPULATIONS DE* CHLAMYS VARIA *EN RADE DE BREST*

Chlamys varia (L.) est largement répandu sur les côtes atlantiques françaises. La Bretagne ne fait pas exception. Cependant l'espèce est mal représentée sur les côtes battues ou dans les zones à courants violents ; elle affectionne au contraire les baies les plus abritées. A cet égard, la rade de Brest répond particulièrement bien aux conditions requises, ce qui explique l'abondance de l'espèce.

La pêche en est autorisée de septembre à mars et s'opère à la drague, comme pour les autres Lamellibranches récoltés dans la rade: *Pecten maximus* (L.), *Chlamys opercularis* (L.), *Ostrea edulis* L. et *Venus verrucosa* L.

Les statistiques ne distinguent pas les deux espèces de « Pétoncles »: le « blanc » *(Chlamys opercularis)* et le « noir » *(Chlamys varia)*. Le tonnage global moyen est de 100 tonnes par an, pour les deux espèces. Mais la commercialisation de *Chlamys opercularis* est bien plus importante, aussi est-il difficile d'apprécier le tonnage particulier de *Chlamys varia*.

1. — LES PEUPLEMENTS DE CHLAMYS VARIA EN RADE DE BREST.

Espèce infralittorale qui remonte jusqu'à la limite de l'étage mésolittoral, *Chlamys varia* pourra donc se trouver à découvert lors des basses mers de grandes marées. A ce propos, on peut distinguer deux types de peuplements, exondables ou non.

a) *Les peuplements exondables.*

Il s'agit de biotopes rocheux, situés au-dessus du 0 des cartes marines. Les Pétoncles sont fixés dans les fentes des schistes dévoniens si abondants dans la rade ou, plus souvent encore, sous les pierres et les galets. Ils sont isolés ou en groupes de quelques unités. Leur byssus est toujours très fourni et l'animal est solidement ancré. Il est possible que ces Pétoncles soient sédentaires et demeurent plusieurs mois au même endroit. J'ai pu constater sur quelques échantillons des déformations de la coquille par suite

(1) Lubet dut interrompre ses recherches sur *C. varia* par suite de la disparition de l'espèce dans le bassin d'Arcachon, en 1953. Il étudia dès lors la reproduction de *Mytilus edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk.

d'une gêne de la croissance due aux aspérités de la roche où ils étaient fixés ; j'ai même trouvé dans certaines cavités à ouvertures étroites des Pétoncles devenus trop grands pour pouvoir en sortir. Dans cette zone, *Chlamys varia* est en concurrence avec *Modiola barbata* (L.), *Anomia ephippium* L., des Eponges et surtout des Ascidies.

b) *Les peuplements non exondables.*

Sur les roches profondes qui prolongent les biotopes exondables, les Pétoncles sont d'autant plus abondants qu'ils sont inaccessibles aussi bien au pêcheur à pied qu'à toute sorte de drague. Ils constituent des populations de grandes tailles, qui semblent jouer un rôle de premier ordre dans le repeuplement des zones voisines, accessibles à la pêche. Les zones profondes interdites au dragage par la Marine Nationale et les fonds à gros blocs où la drague ne peut travailler jouent également ce rôle.

En profondeur, *Chlamys varia* est surtout représenté par des populations grégaires, rassemblées en « bancs ». Ces « bancs » sont installés sur du sable, du maërl ou des cailloutis, mais dans tous les cas le véritable support des Pétoncles est constitué par les abondantes coquilles vides. Les jeunes se réfugient sur la face concave de celles-ci, les adultes par groupes de 3 à 4 individus y accrochent leur byssus. Mais ce sont là des fixations temporaires : on peut observer des individus non fixés et voir ceux qui le sont rompre leur attache et nager en claquant des valves, par exemple lorsqu'on met à proximité d'eux l'Etoile de mer *Marthasterias glacialis* (L.). Cependant la présence d'un plongeur sous-marin ne provoque aucune réaction de fuite (seulement la fermeture des valves), contrairement à *Chlamys opercularis*, espèce beaucoup plus mobile, très rarement fixée par son byssus.

Les « bancs » peuvent ne comporter, comme Bivalves, que *Chlamys varia* (Lanvéoc), mais ils sont généralement mixtes. *Chlamys varia* est alors associé à *C. opercularis* (Chenal de l'Aulme), à *Pecten maximus* (Chenal de l'Aulne, Chenal de l'Armorique) ou à *Ostrea edulis* (Le Bindy, Le Roz, Kerraliou).

L'accumulation des Pétoncles en « bancs » est progressive. J'ai pu observer, en plongée, celui du Bindy. Il s'agit d'une anse de sable fin. Entre + 1 m et le zéro des cartes marines, la surface est presque nue : seulement de rares cailloux et coquilles vides. La faune, à l'exception de quelques Pagures, est essentiellement endogée : Synaptes, Polychètes et surtout Lamellibranches fouisseurs. Au-dessous du zéro, on distingue çà et là quelques coquilles vides de Pétoncles. Sur certaines sont fixés des Pétoncles vivants. On en trouve aussi sur quelques pierres isolées. Puis vers — 1 m, la densité des coquilles augmente très vite : les Pétoncles sont alors fixés en paquets à leurs supports, parfois agglomérés les uns sur les autres.

Ensuite ces groupes, d'abord dispersés, finissent par devenir tellement proches que le sable ne se distingue plus: on ne voit qu'un amas de coquilles, les unes vides, les autres vivantes. Le « banc » est alors à sa densité maximale. Au Bindy, *Chlamys varia* est associé à *Ostrea edulis*.

2. — LES ESPÈCES SESSILES SUR CHLAMYS VARIA.

Les coquilles de Pétoncles servent de support à toute une population d'espèces fixées, d'une extraordinaire densité: c'est une des raisons pour lesquelles *Chlamys varia* est difficilement commercialisable.

Si l'on citait toutes les espèces rencontrées sur les valves de Pétoncle, on aurait une liste impressionnante qui comprendrait la majorité de l'épifaune infralittorale de la rade de Brest. Aussi à défaut d'une liste exhaustive, nous contenterons-nous de signaler les espèces les plus fréquentes.

Certaines espèces apparaissent sur les tout jeunes échantillons. On peut citer:

Les Polychètes tubicoles: *Paradexiospira vitrea* (Fabricius), *Pomatoceros triqueter* L., *Hydroïdes norvegica* (Gunnurus), *Serpula vermicularis* L., *Sabellaria spinulosa* (Leuckart).

Les Cirripèdes: *Verruca strömi* O.F. Müller, *Balanus crenatus* Brugn., *Balanus perforatus* Brugn.

Les Eponges: *Duseidela fragilis* (Montagu), *Mycale macilenta* Bowerbank, *Microciona armata* Bowerbank, *Stylopus dujardini* Bowerbank.

Sur les plus gros échantillons l'épifaune constitue de riches associations, où, aux groupes précédents, s'ajoutent:

Les Bryozoaires encroûtants: *Schizopodrella unicornis* (Johnston), *Schismopora pumicosa* (L.), *Tubulipora flabellaris* (Fabricius), *Lichenopora hispida* (Fleming), *Berenicea patina* (Lmk.)

Les Lamellibranches: *Anomia ephippium* L.

Les Tuniciers: *Pyura savignyi* (Philippi), *Pyura tesselata* Forbes, *Ascidia mentula* Müller, *Ascidiella scabra* (Müller), *Ciona intestinalis* Fleming, *Botryllus schloesseri* (Pallas), *Botryllus leachi* (Savigny).

Les Hydraires: *Halecium halecinum* (L.), *Nemertesia antennina* (L.), *Nemertesia ramosa* Lmk, *Sertularella polyzonias* (L.), *Sertularia cupressina* (L.).

Les Gastropodes: *Crepidula fornicata* (L.), *Capulus hungaricus* (L.).

La majeure partie de ces espèces sont, comme *Chlamys varia* lui-même, des filtreurs d'eau. Il est possible qu'il s'établisse une concurrence quant à la nourriture, comme ceci a été démontré pour la Crepidule vis-à-vis des Huîtres (Martel, 1963). Cependant dans mes élevages en viviers, j'ai pu constater que les Pétoncles qui grandissaient le plus étaient porteurs d'Ascidies. L'analyse de ces biocénoses ne semble pas si simple.

Enfin deux espèces se logent dans l'épaisseur de la coquille du Petoncle. *Polydora sp.* (Polychètes sedentaires) creuse des tubules dans la coquille et détermine du côté interne de celle-ci des cloques noirâtres, qui finissent par provoquer le décollement du manteau et l'affaiblissement progressif du Pétoncle. *Cliona celata* Grant (Epon-

ges) perfore les valves d'une multitude de cavités, tout en épargnant la nacre. De telles coquilles, extrêmement fragiles, se brisent sous la moindre pression.

3. — ETUDE DE QUELQUES POPULATIONS DE CHLAMYS VARIA.

L'étude écologique quantitative est très difficile à mener sur les biotopes rocheux, par suite de l'extrême irrégularité du terrain. Par contre, sur les espaces sédimentaires réguliers où se constituent les « bancs », il est possible de l'appliquer. Pour cela l'opération a été effectuée en plongée autonome. Un cadre de fer d'un mètre de côté sert de limite au plongeur qui récolte toute l'épifaune. L'opération peut être répétée de place en place pour se rendre compte du degré d'homogénéité du biotope étudié.

De ces prospections nous avons retenu deux exemples typiques.

a) *Premier type:* « Bancs » où *Chlamys varia* n'est pas en concurrence avec d'autres Lamellibranches. Dans ce cas, l'espèce est dominante, mais elle est suivie de près par l'ensemble des Ascidies, notamment des *Pyura*. C'est le cas de l'anse de l'Auberlac'h (figure 1 et tableau 1) qui constitue un exemple moyen.

b) *Deuxième type:* « Bancs mixtes ». *Chlamys varia* est associé à d'autres Lamellibranches grégaires et n'est plus l'espèce dominante. Un exemple caractéristique en est donné par le chenal de l'Armorique, face à l'île Ronde (figure 2 et tableau 2). Les autres Lamelli-

Fig. 1. — Spectre zoologique d'un prélèvement dans l'anse de l'Auberlac'h (voir figure 3) le 26 avril 1963 — Diagramme circulaire des données pondérales. La biomasse totale est de 802 g (pour 1 m2). Banc à *Chlamys varia* où cette espèce domine, concurrencée par les Ascidies.

Fig. 2. — Spectre zoologique d'un prélèvement dans le chenal de l'Armorique (voir figure 3) le 26 avril 1963. Diagramme circulaire des données pondérales. La biomasse totale est de 572 g (pour 1 m2). Banc mixte à Lamellibranches où *Chlamys varia* est accompagné de *Pecten maximus* et de *Chlamys operularis*.

branches sont *Chlamys opercularis* et *Pecten maximus*. Ce dernier n'est représenté que par un seul exemplaire, ce qui n'est pas un effet du hasard: sur ce biotope il y a constamment 1 ou 2 *Pecten* au mètre carré.

4. — ORIGINE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS.

Les récoltes de Pétoncles ont été faites soit à la côte lors des grandes marées, soit en dragages. On trouvera la situation des stations sur la carte suivante (figure 3). Grâce aux autorisations de l'Inscription Maritime, les dragages ont été effectués à bord du « Chlamys », bateau du service de Biologie Animale du Collège Scientifique Universitaire de Brest, à l'aide d'une drague à lame de 60 cm de large, modèle réduit des « dragues à coquilles » utilisées par les pêcheurs de la Rade.

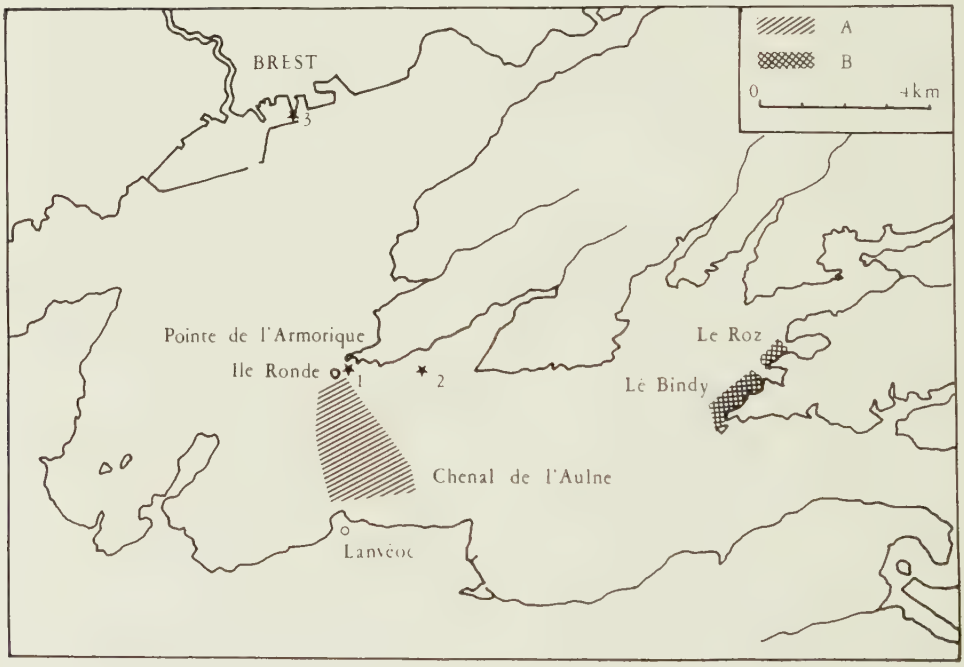

Fig. 3. — Origine de *Chlamys varia* en rade de Brest — *A :* zone de dragage — *B :* récoltes à basse mer — *1 :* Chenal de l'Armorique, prélèvement du 26 avril 1963 — *2 :* Anse de l'Auberlac'h, prélèvement du 26 avril 1963 — *3 :* Emplacement des viviers au port de Brest.

CHAPITRE II

LA GLANDE GENITALE ET SON FONCTIONNEMENT

A. — *ANATOMIE SOMMAIRE DE LA GLANDE GENITALE*

Comme on le voit sur la figure 4, représentant l'anatomie interne du Pétoncle, la glande génitale, bien différenciée, est située contre le muscle adducteur. En 1854, Lacaze-Duthiers, dont on connaît les remarquables qualités d'anatomiste, représentait la structure de la

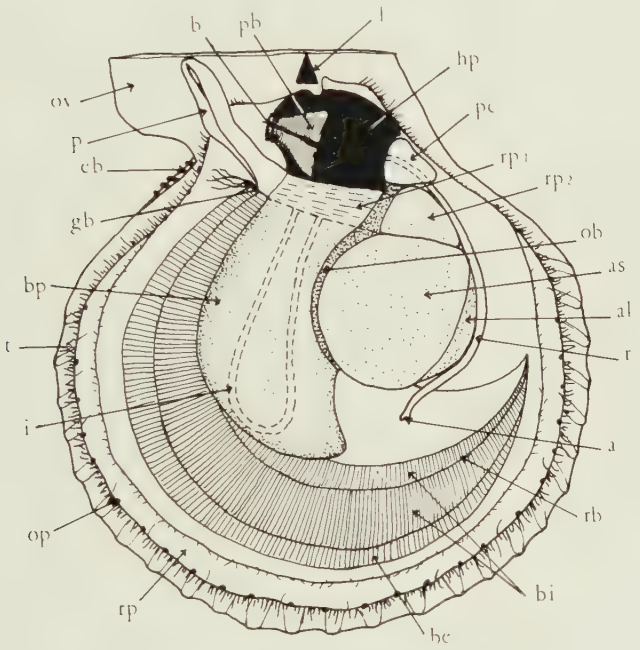

Fig. 4. — *Chlamys varia* vu du côté gauche, le lobe palléal gauche et les lamelles branchiales ayant été enlevés. *a*, anus ; *al*, fibres lisses de l'adducteur ; *as*, fibres striées de l'adducteur ; *b*, bouche ; *be*, branchie externe droite ; *bi*, branchie interne droite ; *bp*, bosse de Polichinelle ; *eb*, échancrure byssale ; *gb*, glande byssale ; *hp*, hépato-pancréas ; *i*, intestin ; *l*, ligament ; *ob*, organe de Bojanus ou rein ; *op*, œil palléal ; *ov*, « oreille » ventrale ; *p*, pied ; *pb*, palpes buccaux ; *pc*, péricarde ; *r*, rectum ; *rb*, repli branchial ; *rp*, repli palléal ; *rp 1*, rétracteur du pied ; *rp 2*, base du rétracteur du pied ; *t*, tentacules.

gonade de *Chlamys varia*. Sur le dessin qu'il donne (Pl. VIII, fig. 1), il apparaît nettement que la gonade est une glande acineuse en grappe, dont l'important réseau de canalicules se groupe en un court canal évacuateur qui se jette dans l'organe de Bojanus, l'expulsion des gamètes se faisant par l'orifice rénal. Ce schéma reste valable aujourd'hui.

Cependant, la distinction en lobes et lobules semble un peu arbitraire. LACAZE-DUTHIERS distingue un lobe abdominal correspondant à la glande située dans la bosse de Polichinelle et un lobe sus-hépatique qui recouvre en partie l'hépato-pancréas. Mais dans la plupart des cas ce « lobe hépatique » est peu développé, tandis que le reste de la gonade contient la quasi totalité des produits génitaux. A l'extrémité des canalicules, LACAZE-DUTHIERS décrit des « lobules primitifs », mais il ne s'agit en fait que de groupements très lâches d'acini disposés en rosettes. Cette disposition particulière des acini peut s'observer dans les glandes où le conjonctif interstitiel est demeuré important. La figure 5 en donne un exemple. Par contre, lorsque les acini sont très nombreux et serrés les uns contre les autres, on ne reconnaît plus les rosettes d'acini et il semble dès lors difficile de parler de lobules, car aucun emballage de conjonctif ne vient souligner la structure.

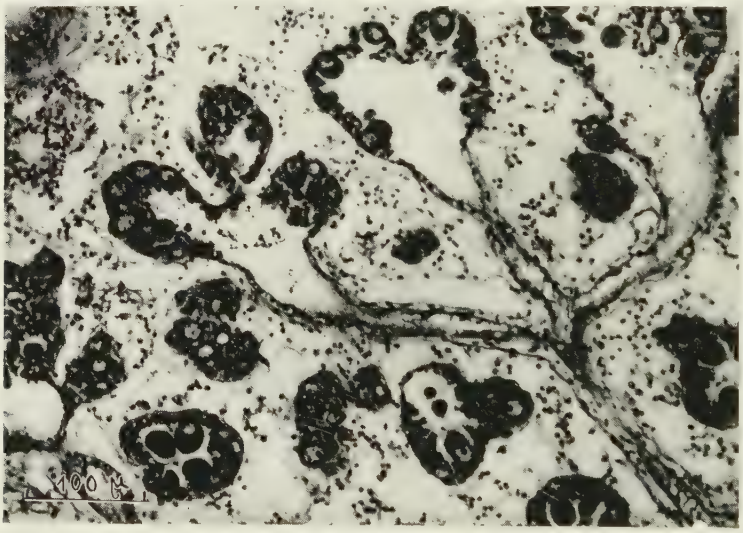

Fig. 5. — Glande génitale de *Chlamys varia*, dans laquelle on peut suivre les ramifications d'un canalicule évacuateur et leur aboutissement aux acini. Vus de face, ces acini forment des rosettes bien séparées les unes des autres lorsque le conjonctif est abondant. Dans le cas présent il s'agit d'acini mixtes à spermatozoïdes résiduels et ovocytes en accroissement.

B. — *LA CARACTERISATION DU SEXE*

1. — CARACTÉRISATION DU SEXE ET COULEUR DE LA GONADE.

Malgré l'apparente facilité de la question, la plus grande confusion a régné à propos de la couleur de la gonade de *Chlamys varia*, car certains auteurs ont prétendu, par suite d'une généralisation hâtive, que le sexe était caractérisé par cette couleur.

Ainsi DALMON (1938, p. 182) affirme : « Une coloration particulière de la bosse de Polichinelle caractérise extérieurement chaque sexe et son évolution ».

LUBET (1959, p. 510) a une opinion contraire : « la couleur de la gonade (examen macroscopique) n'est pas suffisante pour pouvoir discerner avec certitude les sexes ». Il ajoute... « j'ai toujours prélevé à l'extrémité de la masse viscérale, à l'aide de pinces fines, un petit morceau de gonade qui était dissocié et examiné au microscope ».

On aurait pu croire la question définitivement réglée. Or il n'en était rien puisqu'en 1962 REDDIATH (p. 690) écrit, à propos d'une expérience destinée à vérifier les changements de sexes « They were partly spent at the beginning of the experiement and the sex of the gonads was *macroscopically distinguable* ». Cette caractérisation macroscopique se fit sans doute par la couleur des gonades puisque page 700 il écrit « Male : colour pale brown or milky white... Female pale yellow or dark yellow ».

Je me suis permis de faire ces citations car le retour aux sources montre à quel point certains auteurs se contentent d'approximations.

DALMON, LUBET, REDDIATH sont les seuls chercheurs qui, ces dernières années, ont étudié la sexualité de *Chlamys varia* (COE et BACCI ont seulement commenté des résultats publiés). Or, de ces trois auteurs, seul LUBET emploie une méthode correcte pour caractériser le sexe.

A vrai dire la coloration de la glande n'est pas si facile à définir.

Une première difficulté résulte de ce qu'il faut faire une distinction entre la coloration dans la masse glandulaire et la coloration tégumentaire superficielle. En effet le tégument peut être incolore, mais le plus souvent il est coloré en noir, brun, orangé ou jaune, alors que l'intérieur de la glande est blanc, crème ou jaune. Une seconde difficulté provient de ce que les colorations sont très nuancées. La couleur crème qui vire au blanc-crème ou au jaune-crème peut être très répandue dans certaines populations. On ne peut dès lors établir une distinction qu'arbitrairement.

Personnellement, nous avons rencontré les cas suivants :

Coloration superficielle orangée ou jaune, intérieur blanc ou crème : mâles ou femelles.

Coloration superficielle orangée ou jaune, intérieur jaune : femelles.

Coloration crème en surface et dans la masse : mâles ou femelles.

Coloration blanche en surface et dans la masse : mâles ou femelles.

De plus, toutes ces glandes peuvent avoir une pigmentation superficielle noire ou brune, généralement localisée à leur extrémité.

Précisons qu'en mai-juin les couleurs des glandes sont plus franches et que l'approximation de DALMON peut comporter moins de 20 % d'erreurs. Par contre, en juillet, août, septembre, il y a des colorations ambiguës et une pigmentation superficielle plus intense qui rend incertain le diagnostic. Quoi qu'il en soit, la coloration de

la gonade n'est pas un critère acceptable et aucun autre caractère sexuel secondaire n'est utilisable. Aussi, pour notre part, nous avons toujours opéré par biopsie de la gonade et vérification microscopique du sexe sur préparations extemporanées. Dans les cas douteux nous avons même effectué des coupes histologiques, afin d'écarter la moindre incertitude.

2. — Y-A-IL DEUX SORTES D'OVOCYTES ?

L'existence de deux types de glandes femelles, les unes blanches, les autres jaunes (dans la masse), conduit à imaginer deux types d'ovocytes quant à la pigmentation de leur vitellus. Cette question a déjà été soulevée par Lubet (1959, p. 514) qui écrit: « Quelle est la signification de cette coloration différente des œufs ? Deux hypothèses peuvent être formulées. On pourrait d'abord songer à l'existence de deux races distinctes, l'une possédant des oocytes jaune-crème, l'autre des oocytes jaune-orangé. On peut également se demander si ce dualisme n'est pas lié à l'origine des femelles. S'il en était ainsi, les processus de métabolisme au cours de la vitellogenèse pourraient être légèrement différents chez les *vraies femelles* et chez les *mâles féminisés* ».

Grâce aux résultats de nos élevages, nous croyons pouvoir répondre:

a) Qu'on ne peut distinguer deux races, car une même femelle peut, d'une phase de reproduction à une autre, avoir une glande de couleur différente.

b) Qu'on ne peut distinguer de cette façon les « vraies femelles » des « mâles féminisés », les changements de sexe s'observant aussi bien pour les deux couleurs de glandes.

Par contre, nous y verrions une action possible des facteurs externes, de la lumière notamment: en mai-juin (forte luminosité), les femelles à glandes blanches sont bien plus rares qu'en septembre. Par exemple: dans un de nos élevages, en vivier *faiblement éclairé*, nous trouvions le 20 mai 1963, sur 19 femelles mûres, 14 à glande jaune, tandis que le 10 septembre, dans le même vivier, sur 12 femelles mûres, aucune n'avait de glande jaune. Il est d'ailleurs possible que la lumière n'agisse qu'indirectement, par exemple par son action sur le phytoplancton dont se nourrissent les Pétoncles. Enfin des causes internes doivent aussi intervenir puisque, dans une même population, nous pouvons trouver côte à côte des femelles à glandes blanches et des femelles à glandes jaunes.

Mais n'oublions pas qu'entre les deux types extrêmes il existe toute une gamme de coloration. Il serait donc arbitraire de considérer deux catégories d'ovocytes. En fait, la pigmentation du vitellus est seulement très variable chez *Chlamys varia*.

C. — *LES STADES DE MATURITE DE LA GLANDE GENITALE*

1. — ETUDE MACROSCOPIQUE DE LA GLANDE GÉNITALE.

En écartant les valves d'un Pétoncle, on peut apprécier d'un coup d'œil, l'état de maturité de la glande génitale. Cette appréciation est basée sur trois critères: la grosseur, l'opacité, la couleur de la glande. Chacun de ces critères appelle des réserves.

Ainsi la grosseur de la glande dépend de la vitalité des *Chlamys* et n'indique pas toujours un état de maturité, surtout lorsqu'il s'agit des premiers stades de maturation. L'exemple suivant en donne la preuve.

En décembre 1962, nous avons examiné 93 échantillons d'un élevage en aquarium ; 88 avaient la glande plus ou moins translucide, fortement gonflée et généralement volumineuse. Le lendemain, l'eau de l'élevage devint trouble et tous les Pétoncles montraient des signes de faiblesse ou étaient moribonds. En les examinant, nous nous aperçûmes que leurs glandes génitales étaient toutes, plates, flasques et grisâtres: elles avaient perdu leur turgescence et ceci, comme nous avons pu le constater à maintes reprises, est directement lié à l'état physiologique de l'animal. Par contre, au stade de pleine maturité, c'est un caractère bien valable: la grosseur de la glande est en relation directe avec le volume des produits sexuels.

Il en est de même de l'opacité de la glande. Là aussi, surtout dans les premiers stades, une glande turgescente aura un aspect translucide, tandis que, rétractée, elle deviendra plus ou moins opaque. On devra donc n'opérer que sur des individus en pleine vitalité. Pour apprécier l'opacité de la glande je me suis surtout fondé sur la visibilité de l'intestin, qui est un indice commode.

Enfin, à propos de la couleur de la glande, abstraction faite de sa relation avec le sexe, il convient d'apporter quelques précisions. Cette couleur peut être répartie de façon *homogène* ou présenter une sorte de maillage, qui lui donne un aspect en *mosaïque*. Dans le premier cas le groupement des acini n'est pas visible, tandis qu'il apparaît dans le second cas. L'aspect en mosaïque est plus fréquent chez les mâles que chez les femelles, plus fréquent aussi avant la maturité totale que pendant les émissions. Il ne caractérise pourtant ni un sexe, ni un stade précis.

En définitive, la description macroscopique d'une glande, aussi détaillée soit-elle, n'apporte que des renseignements approximatifs sur les stades de maturité de celle-ci ; c'est pourquoi divers auteurs ont voulu compléter l'étude macroscopique en la couplant avec celle des transformations histologiques subies par la gonade. En voici deux exemples, proposés par LUBET et REDDIATH.

2. — ECHELLE DE LUBET ET DE REDDIATH.

Dans une étude sur la reproduction de *Mytilus edulis* L., CHIPPERFIELD (1953, p. 451) caractérisait en cinq stades l'évolution de la gonade, en combinant les caractères macroscopiques et histologiques. S'inspirant des mêmes principes LUBET modifia légèrement l'échelle de CHIPPERFIELD et l'appliqua aussi bien à la Moule qu'au Pétoncle (1959, p. 510 et sq.).

STADE 0. Stade de repos sexuel. Glande « presque transparente ». Développement du tissu conjonctif. « Les follicules sont encore présents mais leur diamètre a diminué. Leurs parois sont tapissées de gonies ».

STADE I. Organisation des follicules, multiplication des gonies. « Macroscopiquement... masse viscérale encore transparente, mais le dessin des follicules forme un léger réseau blanchâtre ».

STADE II. Phénomènes de gamétogenèse. « La masse viscérale est devenue opaque et blanchâtre ». Histologiquement on peut trouver tous les stades de la gamétogenèse.

STADE III. Période de reproduction.

LUBET y distingue de nombreuses étapes.

Au stade III A 1, la glande est très gonflée, la gamétogenèse est très avancée, mais les animaux ne sont pas encore susceptibles d'émettre leurs produits sexuels sous l'effet d'excitations.

Au stade III A 2, les excitations provoquent une émission.

Au stade III B, la ponte ou l'éjaculation ont eu lieu. Macroscopiquement la glande est aplatie et « la couleur est devenue uniforme ». L'examen histologique révèle qu'il existe des produits sexuels non émis et des gonies en cours de multiplication ».

Au stade III C, période de restauration d'environ trois semaines, tandis que se prépare une seconde maturation.

Telles sont les séquences décrites par LUBET. Celles que propose REDDIATH sont sensiblement les mêmes, la différence ne porte que sur quelques nuances d'appréciation et sur la nomenclature des stades (voir plus loin, tableau de correspondance des échelles).

3. — ECHELLE PRATIQUE.

La méthode de LUBET permet de mettre en évidence tout le détail des séquences du cycle sexuel. Mais, par sa minutie et sa complexité même, cette échelle est peu utilisable dans la pratique. En effet par son aspect macroscopique une glande au stade III C diffère peu d'une glande au stade I, une glande au stade III B d'une glande au stade II. La définition exacte du stade nécessite alors une préparation histologique, ce qui est inconcevable si l'on opère sur des grands nombres. D'autre part, cette échelle ne peut concerner

que des Bivalves dont la glande est bien différenciée (Pectinidés, Mytilidés par exemple). Elle s'appliquerait difficilement à des animaux dont la gonade s'intercale entre les organes digestifs et le pied, sous une épaisseur musculaire. C'est pourquoi nous avons été amené à établir une *échelle pratique*, beaucoup plus simple et applicable à tous les Lamellibranches. Aussi en donnons-nous une description générale :

STADE A. Le sexe n'est pas déterminable. La glande génitale n'a pas de coloration propre. Par grattage on n'obtient que des débris tissulaires non identifiables au microscope.

STADE B. La glande tend à s'opacifier, mais les produits sexuels sont rares. Cependant le sexe est déterminable par l'examen microscopique des *produits obtenus par grattage* de la gonade.

STADE C. La glande génitale est opaque, plus ou moins gonflée, colorée. Lorsque la glande est sectionnée, *des produits génitaux s'écoulent.* Chez certains Lamellibranches la couleur ou la consistance des produits peut indiquer le sexe, pour d'autres l'examen microscopique est toujours nécessaire.

Cette échelle pratique combine l'aspect macroscopique et l'observation microscopique de biopsies, mais elle ne tient pas compte des modalités histologiques. Celles-ci seront décrites selon l'échelle de TRANTER, à la fin du présent chapitre.

TABLEAU DE CORRESPONDANCE ENTRE L'ECHELLE PRATIQUE ET CELLES DE *LUBET* ET *REDDIATH*

LUBET (1959)	REDDIATH (1962)	ECHELLE PRATIQUE
St. 0. — Repos sexuel.	St. 0. — Immature.	St. A. — Sexe indéterminable.
St. I. — Multiplication des gonies.	St. I. — Recovering.	
St. II. — Gamétogenèse (début).	St. II. — Developing.	St. B. — Sexe déterminable par grattage de la glande.
St. III A 1. — Gamétogenèse achevée.	St. III. — Filling or advanced.	St. C. — Produits sexuels abondants.
St. III A 2. — Emissions possibles.	St. IV. — Mature.	
	St. V a. — Partly spent.	
St. III B. — Vidange effectuée.	St. V b. — Completely spent.	St. B. — Sexe déterminable par grattage de la glande.
St. III C. — Restauration.		St. B ou A. — Selon qu'il existe ou non des gamètes résiduels.

D. — *LE CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION*

1. — VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA GLANDE GÉNITALE, A BREST.

Du mois d'août 1960 à décembre 1963, nous avons effectué 7 527 examens de glandes génitales de Pétoncles, récoltés en rade de Brest. Pour en définir l'état de maturité nous avons adopté l'échelle pratique (stades A, B, C) précédemment décrite.

Les résultats de ces observations se trouvent en annexe dans le tableau 10 et sont traduits en histogrammes dans la figure 6.

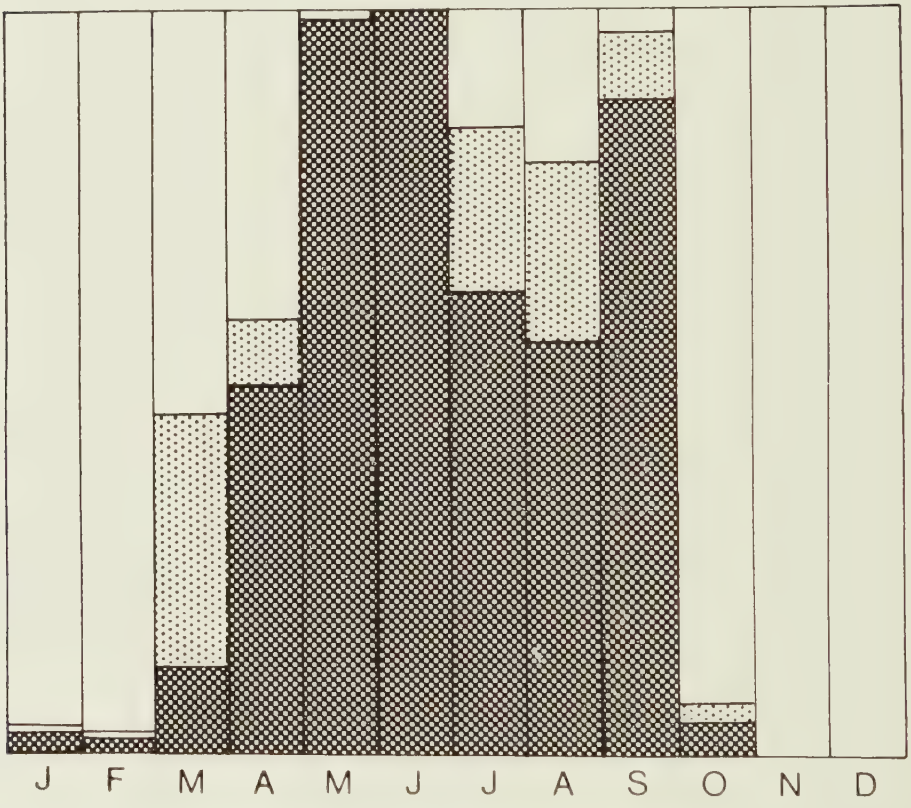

Fig. 6. — Cycle sexuel annuel de *Chlamys varia*. Rade de Brest (1960-1963). Pourcentages établis sur 7 527 observations. En blanc stade A, en grisé clair stade B, en grisé sombre stade C. De fin octobre à février : repos sexuel. En mars-avril : gamétogenèse. En mai-juin et en septembre : maturité. En juillet-août : résultats plus hétérogènes.

De novembre à février, c'est la période de repos sexuel, avec de rares cas de maturité anticipée en janvier-février. En mars-avril on peut rencontrer tous les stades de maturation de la glande: c'est une période intensive de gamétogenèses. En mai-juin, les glandes sont mûres et peuvent émettre leurs produits sexuels. La période estivale de juillet-août est marquée par l'hétérogénéité des glandes ;

on en trouve à tous les stades et souvent une émission — au moins partielle — de gamètes peut avoir lieu. En septembre, la proportion de glandes mûres augmente très visiblement. Le phénomène est d'ailleurs plus net au début du mois: ainsi, il y a 92,5 % d'individus au stade C pendant la première quinzaine et seulement 52,7 % dans la seconde. Une dernière et brève émission de gamètes a lieu en septembre. Dès le mois d'octobre, la proportion de glandes claires devient importante. Dans la seconde quinzaine d'octobre, les individus qui ne sont pas au repos sexuel sont très exceptionnels.

L'émission de mai-juin et celle de septembre ont été constatées pour la quasi totalité des Pétoncles en rade de Brest, de 1960 à 1963. La deuxième émission, qui se situe en juillet-août n'est pas si régulière ; elle n'a lieu que pour une partie de la population (environ la moitié ?) Enfin, pour une faible proportion d'individus, il peut y avoir une émission post-hivernale en mars ou avril comme nous avons pu le vérifier dans nos élevages: le nombre d'émissions annuelles est alors de 4.

Ainsi constatons-nous d'importantes différences individuelles quant au déroulement du cycle sexuel annuel. En résumé, nous estimons qu'il y a chez *Chlamys varia* à Brest, selon les cas: deux émissions annuelles, souvent trois, rarement quatre.

2. — COMPARAISON AVEC LES RÉSULTATS PRÉCÉDEMMENT PUBLIÉS

DALMON (1935, p. 274), constate qu'à La Rochelle « la ponte s'effectue deux fois par an: en avril-mai et septembre-octobre » sans donner de chiffres, ni citer de faits.

Mentionnant des observations partielles de 1952 à 1957, LUBET (1959, p. 516) montre que les premières émissions de gamètes ont lieu entre le 5 et le 20 juin à Arcachon, dans la première quinzaine de juillet à La Rochelle et dans la deuxième quinzaine de juillet à Roscoff (une seule date: 25-7-1955). LUBET ne tire pas de conclusions, mais son tableau suggère fortement un important et régulier décalage géographique. Les résultats obtenus à Brest ne confirment pas cette hypothèse, car la « première émission » des gamètes a régulièrement lieu en mai, pour la majorité de la population de Pétoncles. Il conviendrait de préciser ce que l'on entend par « première émission ». Rappelons à quel point les populations de *Chlamys* ont un comportement hétérogène. Ainsi en 1961 et 1962, nous avons pu constater l'existence d'individus ayant émis des gamètes, et même subi des changements de sexe, au mois de mars.

Par ailleurs, des examens pratiqués en août 1961 et mai 1962 sur des exemplaires provenant de la station biologique de Bailleron nous ont montré que dans le golfe du Morbihan les dates de maturité sont globalement équivalentes.

A Roscoff, *Chlamys varia* est relativement rare. Les quelques échantillons récoltés au hasard des pêches ou des dragages ne per-

mettent pas d'établir le cycle sexuel de l'espèce. Cependant nous avons réalisé à Roscoff des élevages en eau courante sur des échantillons originaires de Brest. Ainsi en 1961 nous avons obtenu des expulsions de gamètes le 18 mai et une seconde série du 4 au 9 juillet. Ces faits nous font penser que la date du 25 juillet citée par LUBET correspond non à une première, mais à une seconde émission.

Ainsi, d'après nos constatations, il apparaîtrait que le décalage géographique ne serait pas aussi important que le laissait supposer le tableau de LUBET.

Par contre, en ce qui concerne le nombre d'émissions, nos résultats concordent avec ceux de LUBET, qui a observé deux émissions régulières, parfois trois, et qui donne en un tableau (1959, p. 517) des exemples de quatre émissions annuelles.

Dans les eaux de l'île de Man, REDDIATH (1962, p. 694) a constaté une première émission de gamètes début juin et une seconde en septembre-novembre, cette dernière étant moins uniforme. Quant à la période de juillet-août, l'auteur n'y envisage pas d'émissions possibles: « the individuals soon recover in July and reach maturity again in August ». Précisons que ce cycle est établi sur un nombre restreint d'individus: aucune observation en juillet et soixante-dix en août, ce qui semble insuffisant pour conclure.

3. — RELATION ENTRE LE CYCLE DE REPRODUCTION ET LA TEMPÉRATURE DE L'EAU DE MER.

En mer les différences saisonnières sont surtout marquées par les variations de la température et de la luminosité. En outre, ces deux facteurs agissent directement sur le plancton qui constitue l'essentiel de l'alimentation des filtreurs d'eau sédentaires.

Voyons, en premier lieu, l'influence possible d'un de ces facteurs: la température de l'eau de mer.

Si nous considérons la courbe des températures, en année normale, en rade de Brest (fig. 7), nous constatons que, pour les Pétoncles, les émissions de gamètes débutent au cours de la première quinzaine de mai, lorsque l'eau est à 15° C, tandis que les dernières émissions ont eu lieu en septembre quand la température marque encore 15°. En ce qui concerne la gamétogenèse, nous constatons que celle-ci commence en mars quand la température est de 8° alors qu'elle cesse totalement en septembre, à 15°.

Ainsi, la relation entre température et cycle sexuel ne semble pas si évidente, à première vue. Est-ce à dire que la température n'a pas d'action directe sur le cycle sexuel ? Deux exemples nous prouveront le contraire:

a) Après les grands froids de l'hiver 1962-1963, où la température moyenne mensuelle pour janvier et février fut de 5° C 5 et la

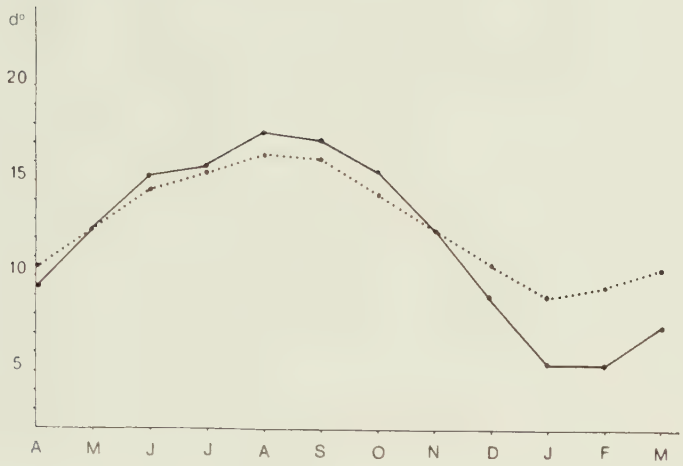

Fig. 7. — Température de l'eau de mer au port de Brest. Trait plein : période avril 1962 - mars 1963. En pointillé : période avril 1963 - mars 1964. L'hiver 1962-1963 fut particulièrement rigoureux ; l'été 1963 relativement frais.

température minimale enregistrée de 4° 4, un retard notable du cycle sexuel de *Chlamys varia* a été constaté. Ainsi, en rade de Brest, le 27 mars 1963, 100 % des individus récoltés étaient au stade A, alors que d'ordinaire, pour l'ensemble du mois de mars, il n'y en a plus que 55 % à ce stade.

b) Du 2 novembre au 20 décembre 1962, nous avons entrepris un élevage en aquarium chauffé. La température de l'eau de mer était maintenue à 17°, la nutrition assurée à partir de cultures de *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin (Diatomées) et d'*Isochrysis galbana* Parke (Flagellées). Cependant, l'équilibre précaire de ce circuit fermé ne nous a pas permis de prolonger l'expérience au-delà du 20 décembre. A cette date, alors que normalement toutes les glandes sont translucides (stade A), nous trouvâmes sur 93 échantillons : 80 au stade A, 11 au stade B, 2 au stade C, ce qui prouve indéniablement l'action directe de la température. Ces résultats sont d'ailleurs comparables à ceux obtenus par Turner et Hanks (1960) sur *Pecten irradians* Lmk.

4. — INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LE CYCLE DE REPRODUCTION.

Nous venons de montrer que l'activité sexuelle de *Chlamys varia* ne correspond pas à une isotherme. Or nous constatons que la gamétogenèse debute en mars et cesse en septembre quand la durée du jour est également de 12 heures. Sur cette remarque, nous avons tenté de mettre en évidence l'influence de la lumière par l'expérience suivante, réalisée au port de Brest, en février 1964.

Un stock de 216 pédoncles est strictement réparti au hasard en deux lots. Le premier (A), est placé dans une cage à parois noires seulement percées de quelques trous dans le fond et les côtés pour la circulation d'eau. Cette cage est mise dans la partie sombre du vivier flottant, où la lumière ne filtre qu'entre les planches qui le constituent. Le second lot (B), est placé dans une cage grillagée, elle-même située sous des panneaux grillagés du vivier, ce qui permet un éclairement presque normal. Il y avait donc, entre les deux lots une différence très appréciable d'éclairement, tandis que par ailleurs toutes les conditions étaient identiques.

Début mai, les résultats étaient les suivants:

Lot d'expérience	Le 7 février 1964 Nombre d'exemplaires	Le 6 mai 1964						
		Nombre d'exemplaires vivants	Stade A		Stade B		Stade C	
			Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%
A	108	82	18	22,0	22	26,8	42	51,2
B	108	86	4	4,7	5	5,8	77	89,5

Manifestement le lot non éclairé montre un retard appréciable du cycle de reproduction. Nous pensons que cette influence de la lumière est liée à un rythme d'activité de l'animal réglé sur sa photosensibilité. Il va sans dire que la lumière ne constitue qu'un des facteurs externes qui influencent le cycle biologique de *Chlamys varia*, mais jusqu'ici ce facteur n'avait pas été mis en évidence.

5. — LE CYCLE PONDÉRAL EN RELATION AVEC LE CYCLE DE REPRODUCTION.

Bien que la physiologie des Bivalves soit encore peu avancée, on sait que certaines caractéristiques physiologiques varient au cours des saisons en rapport étroit avec le cycle de reproduction. Nous nous sommes attaché à l'examen de deux critères: le poids vif (cycle pondéral) et l'activité de neurosécrétion (cycle neurosécréteur).

Mois par mois nous avons prélevé des lots de dix exemplaires de 50 $\pm$ 1 mm. L'animal est sorti de la coquille et pressé sur papier filtre pour enlever l'eau de la cavité palléale. On pèse alors les parties molles.

Le cycle pondéral ne subit pas de variations très importantes comme on peut le constater sur la figure 8. La moyenne de poids vif d'un Pétoncle étant de 7 g, on constate que la différence pondérale maximale est de 2,4 g, soit une variation maximale de 34 %.

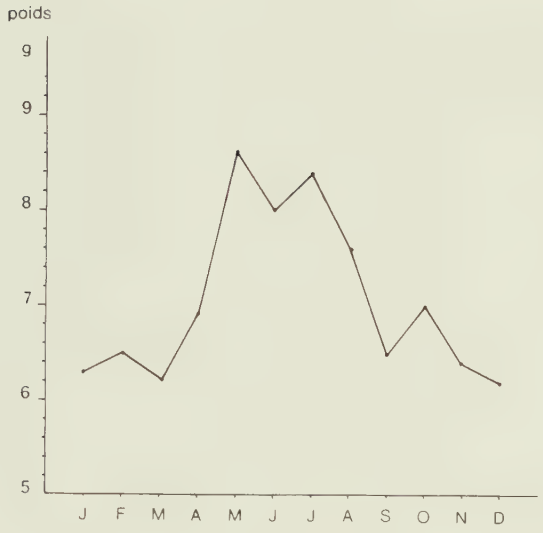

Figure 8. — Cycle pondéral annuel (poids vif) de *Chlamys varia* en rade de Brest. Les poids les plus importants correspondent à la période d'intense activité sexuelle.

Lubet (1959) a mis en évidence des variations pondérales bien plus intenses chez la Moule. Ainsi on relève (dans le tableau VII, page 530) les valeurs extrêmes de 3,429 et 0,911 pour les poids vifs moyens d'individus de 42-44 mm.

Nous constatons en outre que les poids les plus faibles correspondent, chez *Chlamys varia*, à la période hivernale d'inactivité sexuelle. Ces résultats s'opposent tout à fait à ceux que Lubet a obtenus avec la Moule où « les poids les plus importants sont observés pendant la période de repos sexuel » (p. 442). On voit sur cette simple comparaison que le métabolisme des Bivalves est très variable selon les espèces. Malheureusement les documents utilisables, sont rares à ce sujet.

6. — Le cycle neurosécréteur, en relation avec le cycle de reproduction.

La mise en évidence de cellules neurosécrétrices chez les Invertébrés a eu lieu au cours de ces dernières années, pour des groupes très différents. La nature des produits de neurosécrétion n'étant généralement pas connue, on les caractérise par leurs affinités tinctoriales. Ils sont fortement colorés par la fuchsine d'Altmann, la fuchsine paraldéhyde de Gabe, l'hématoxyline ferrique et l'azan.

En 1955, Gabe mettait en évidence l'existence de cellules neurosécrétrices dans les ganglions cérébroïdes et viscéraux de vingt espèces de Bivalves, dont *Chlamys varia*.

Peu après, Lubet (1955) confirmait les vues de Gabe et détaillait les séquences du cycle neurosécréteur de *Chlamys varia* qui se

résume ainsi : « L'apparition de ce produit de neurosécrétion... semble un peu antérieur au début de la gamétogenèse. L'accumulation du produit de neurosécrétion est maximum au moment de la maturité gamétique, les cellules neurosécrétrices sont alors bourrées de produit de sécrétion... L'évacuation du produit de neurosécrétion a toujours lieu quelques jours avant l'émission des gamètes » (p. 119-120).

Personnellement nous avons effectué des sondages tant sur les ganglions cérébroïdes que viscéraux, à diverses périodes de maturité sexuelle. Les résultats que nous avons obtenus coïncident avec ceux de LUBET.

Il semble donc qu'il existe une relation précise entre le cycle neurosécréteur et le cycle de reproduction, avec une légère et constante précession des phases neurosécrétoires. Nous nous bornerons à cette constatation car il faudrait envisager les développements d'une longue étude histochimique, qui sortirait du cadre de nos préoccupations, pour comprendre le déroulement et le mécanisme de ces phénomènes.

E. — *HISTOLOGIE ET CYTOLOGIE DE LA GAMETOGENESE*

1. — L'ASPECT DES ACINI ET LA CLASSIFICATION DE TRANTER.

Rappelons que certains auteurs, comme LUBET et REDDIATH, ont tenté d'établir la correspondance entre les aspects macroscopiques de la glande et sa structure histologique. Nous avons exposé les raisons qui nous ont poussé à établir un autre moyen de comparaison, l'échelle pratique, plus accessible à l'étude macroscopique.

En ce qui concerne l'aspect histologique des différents stades de maturité, nous avons opté pour le système souple et précis proposé par TRANTER (1958), à la suite de KESTEVEN (1945). Nous donnerons les caractéristiques de cette classification, telle que nous l'avons adaptée du travail de TRANTER.

a) *Les stades histologiques chez les mâles.*

On distingue 5 stades de développement et 3 de régression.

M d 1 (Mâle, développement, stade 1). Prédominance des spermatogonies, peu de spermatocytes. — *M d 2*. Prédominance des spermatocytes et des spermatogonies. Peu ou pas de spermatides ou de spermatozoïdes. — *M d 3*. Espace occupé par les spermatocytes égal à celui occupé par les spermatozoïdes et les spermatides. — *M d 4*. Prédominance des spermatides et des spermatozoïdes. Spermatocytes réduits à une étroite bande périphérique autour de l'acinus (fig. 23). — *M d 5*. Exclusivement des spermatozoïdes ou, parfois, de très rares spermatocytes (fig. 9). — *M r 1* (Mâle, régression, stade 1). Comme précédemment mais les acini commencent à se vider (fig. 27). — *M r 2*. Acini encore plus vidés, ne contenant plus que très peu de sperme. Phagocytes abondants (fig. 24). — *M r 3*. Acini complètement vidés, à l'exception de quelques phagocytes et de place en place de sperme résiduel (fig. 27).

Cette classification peut être nuancée. Il arrive parfois que dans les acini on reconnaisse une phase de régression et que déjà on décèle une nouvelle phase de développement ; l'état de la glande

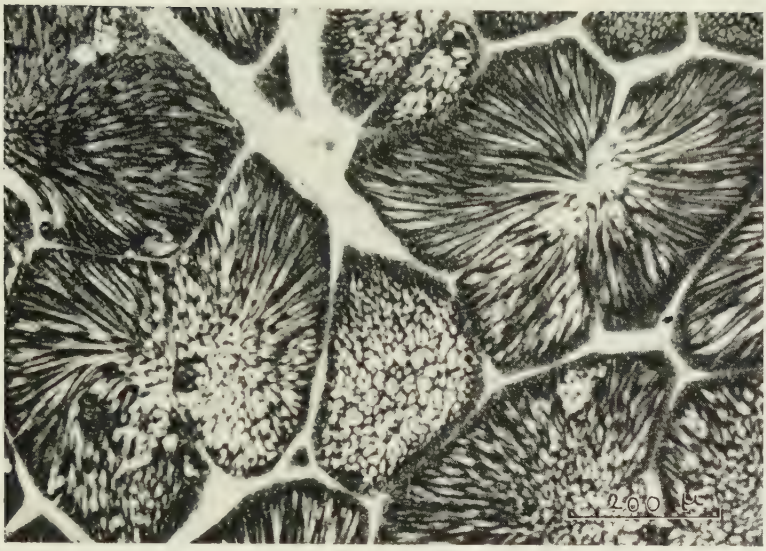

Fig. 9. — Stade M d 5 de la spermatogenèse chez *Chlamys varia*. Il n'y a plus de spermatocytes, seulement des spermatides et surtout des spermatozoïdes qui se disposent en lignes convergeant au centre de l'acinus

s'exprimera alors par le symbole *M r 2/M d 2* par exemple. Dans d'autres cas on constate un décalage entre l'état de différents acini. Nous proposons d'exprimer cette hétérogénéité, en unissant les stades observés par le signe +. Par exemple *M d 4 + M r 2.*

b) *Les stades histologiques chez les femelles.*

Ils se décrivent comme suit:

F d 1. Ovogonies et jeunes ovocytes au stade de prévitellogenèse (fig. 23). — *F d 2.* Apparition d'ovocytes en début de vitellogenèse, mais il y a encore de nombreuses ovogonies. — *F d 3.* La vitellogenèse se poursuit. Les ovocytes sont largement adhérents à la paroi de l'acinus ou seulement rattachés par un pédoncule (fig. 10). — *F d 4.* Autant d'ovocytes reliés à la paroi de l'acinus que d'ovocytes libres (fig. 27). — *F d 5.* Pratiquement tous les ovocytes sont libres ; les acini sont totalement remplis (fig. 26). — *F r 1.* Les acini commencent à se vider. — *F r 2.* Les acini sont quasiment vides. Beaucoup de phagocytes. Des ovocytes dégénérés. — *F r 3.* Il ne reste dans les acini que de rares ovocytes résiduels, souvent cytolysés. Parfois, des amas nécrotiques (fig. 11).

Il peut y avoir aussi, comme pour la spermatogenèse, décalage de maturité entre divers acini ou superposition de deux stades dans un même acinus.

2. — CYTOLOGIE DE LA GAMÉTOGENÈSE.

Les techniques

Les coupes réalisées ont une épaisseur de 2,5 à 5 μ. Diverses fixations ont été employées. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec le Helly, le Regaud (avec postchromisation), le formol salé (avec postchromisation). Le Bouin aqueux ou alcoolique a été utilisé pour

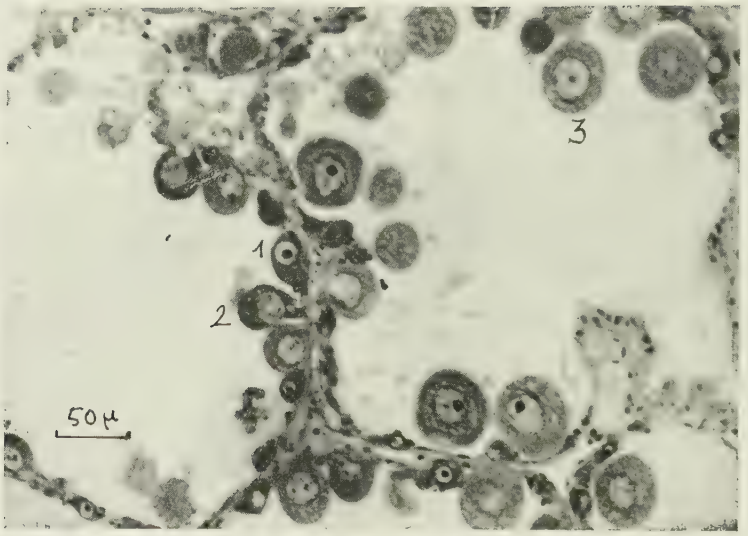

Fig. 10. — Stade Fd3 de l'ovogenèse chez *Chlamys varia*. Les ovocytes, encore de faible taille, n'occupent que les bords des acini. On y reconnait des ovocytes adhérents (1), des ovocytes pédonculés (2) et des ovocytes libres (3).

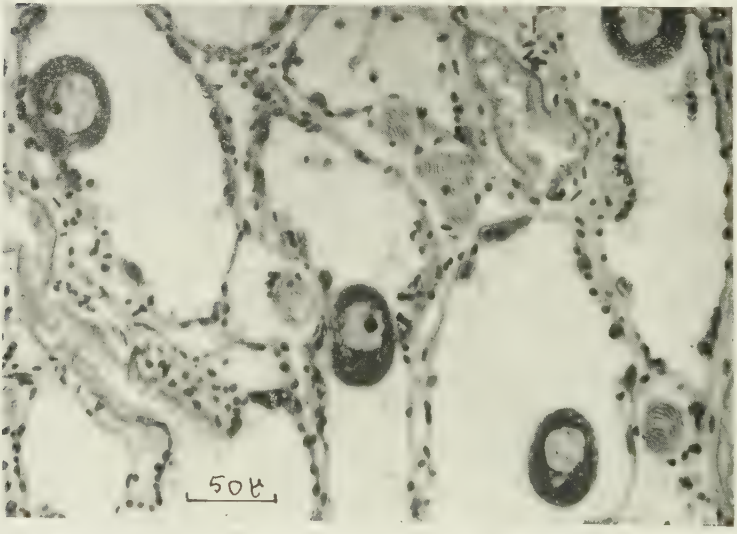

Fig. 11. — Stade Fr3 de l'ovogenèse chez *Chlamys varia*. Dans les acini presque vides, il ne subsiste que de rares ovocytes résiduels.

les fixations courantes. Pour les frottis humides de sperme, le fixateur de choix a été l'acide osmique.

Les techniques de coloration les plus efficaces ont été, pour la topographie: le glychémalun-érythrosine, la triple coloration de

Prenant, le Mann-Dominici, le trichrome de Masson et pour l'étude cytologique : l'hématoxyline ferrique, le Feulgen, la fuchsine d'Altmann-vert de méthyle, ces deux dernières techniques donnant d'excellents résultats, alors que la méthode vert de méthyle-pyronine s'est toujours révélée décevante, quel que fût le fixateur utilisé.

Rappelons que Retzius (1904-1905) et Franzen (1956) ont donné de nombreuses figures concernant la spermiogenèse de Lamellibranches et que Galtsoff et Philpott (1960) ont révélé la structure intime du spermatozoïde d'*Ostrea virginica* grâce au microscope électronique. Cependant *Chlamys varia* n'a pas été étudié par les précédents auteurs.

La spermatogenèse

a) *Les gonies.*

L'observation des gonies se fait avec facilité sur de jeunes glandes, dans les acini en formation. On distingue deux types de cellules : les cellules-mères et les gonies proprement dites.

1° Cellules-mères de gonies. Leur noyau est finement granuleux, pourvu d'un nucléole de forme ovale, peu distinct du cytoplasme, par suite de sa très faible colorabilité. Dans sa plus grande dimension le noyau atteint environ 7,5 μ, tandis que la cellule elle-même mesure de 10 à 12 μ (figure 12).

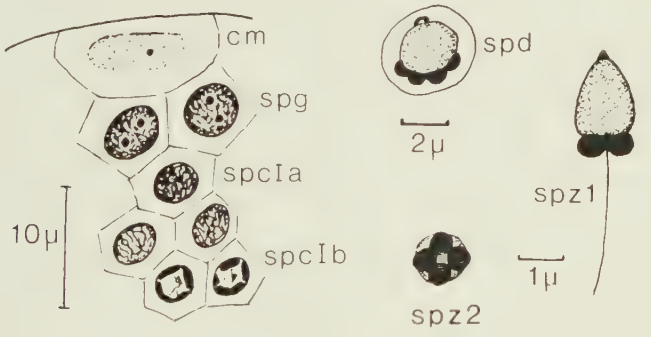

Fig. 12. — Spermatogenèse de *Chlamys varia*. *cm :* cellule mère de gonie ; *spg :* spermatogonie ; *spcI a :* spermatocyte de premier ordre aux premiers stades de la meïose ; *spcI b :* spermatocyte au stade diplotène ; *spd :* spermatide avec collorette mitochondriale autour du noyau ; *spz 1 :* spermatozoïde vu de profil ; *spz 2 :* tête de spermatozoïde vue de dessous, montrant les quatre sphères mitochondriales.

De telles cellules ont été observées sur la Moule par Lubet et sur les Huîtres perlières par Tranter. Le premier les nomme « cellules-mères de gonies » (*ibid*, p. 415), le second « stem-cells » (1958, p. 146).

2° Spermatogonies (figure 12). A côté des cellules précédentes, on en distingue d'autres de taille plus réduite, à noyau plus intensément coloré, plus rond, plus petit (5 μ environ), à chromatine granuleuse, et contenant le plus souvent *deux nucléoles,* particulièrement visibles sur les coupes colorées à la fuchsine d'Altmann. Ce caractère d' « *amphinucléolie* » comme l'a fait remarquer Lubet (*ibid,* p. 415), permet de distinguer les spermatogonies des ovogonies, celles-ci n'ayant qu'un nucléole.

b) *Les spermatocytes.*

1° Spermatocytes de premier ordre. Ces éléments sont facilement reconnaissables et très caractéristiques, par suite des différents stades de la prophase de la première division de la méïose.

Au stade leptotène et aux stades suivants, le noyau comporte un réseau de chromatine bien colorable. Sa taille varie de 3 à 3,5 μ (figure 12). Puis le réseau devient plus dense et se localise *sur les bords du noyau* tandis que le centre devient clair (stade diplotène).

2° Spermatocytes de second ordre. Ils sont rarement observables, ce qui s'explique par la rapidité de la seconde division de la méïose. Leurs noyaux, caractérisés par un dense réseau chromatinien, ont de 2 à 2,5 μ de diamètre.

c) *Spermiogenèse.*

1° Spermatides. Ils ont un noyau rond et dense, fortement colorable, d'aspect homogène. Le diamètre du noyau est de 2 μ, tandis que la cellule mesure 3 μ.

Dans le cytoplasme, les mitochondries, d'abord ponctiformes, s'organisent peu à peu en sphères. Un des stades caractéristiques, représenté figure 12, est celui où les sphères mitochondriales, au nombre de 3 ou 5, placées côte à côte, forment une sorte de collerette à la base du noyau.

2° Spermatozoïdes. La tête du spermatozoïde, en forme d'obus, a environ 1,4 μ. Il est coiffé d'un acrosome court et la pièce intermédiaire comporte quatre sphères mitochondriales de 0,6 μ de diamètre. L'ensemble de la tête et de la pièce intermédiaire atteint 2 μ.

Nous avons trouvé pour le flagelle, mesuré dans les meilleures conditions, une taille moyenne de 45 μ, ce qui est assez considérable en proportion de la faible dimension de la tête. Les tailles cellulaires que nous avons relevées dans la spermatogenèse sont nettement plus faibles que celles des autres Lamellibranches et ne sont comparables qu'à celles signalées par Tranter sur les Huîtres perlières et notamment *Pinctada albina* Lmk.

L'ovogenèse

a) *Les gonies.*

Les cellules-mères de gonies, chez les femelles, sont identiques à celles que l'on trouve chez les mâles. Comme nous l'avons déjà signalé, les ovogonies se distinguent des spermatogonies par la présence d'un seul nucléole. Leur taille est sensiblement la même: de 5 à 6 μ.

b) *Les ovocytes prévitellogéniques.*

Il s'agit d'ovocytes dont le cytoplasme est dépourvu de vitellus. Le passage de l'ovogonie à l'ovocyte prévitellogénique se fait progressivement. Dans l'ovogonie le noyau est sombre, le nucléole est plus ou moins masqué. Peu à peu la structure du noyau se transforme, la chromatine devient filamenteuse, constituant un réseau grêle dans tout le noyau, puis elle forme des amas qui se localisent sur les bords du noyau et autour du nucléole. Par la suite, cette localisation de la chromatine s'accentue et très souvent on n'en voit qu'à la périphérie du noyau, le nucléole étant alors très visible, au milieu d'un espace clair (figure 23).

Les tailles moyennes sont alors de 10 μ pour l'ovocyte, 6 μ pour le noyau, 1,5 à 2 μ pour le nucléole.

c) *Les stades de la vitellogenèse.*

Jusqu'à la ponte, le gamète femelle en restera au stade *d'ovocyte de premier ordre à 2 n chromosomes.* Au cours de cette période, le cytoplasme accumulera du vitellus et, selon la morphologie de l'ovocyte, nous pourrons distinguer trois stades.

1° Ovocyte adhérent. L'ovocyte adhère sur une large surface à la paroi de l'acinus. A ce stade le noyau, d'aspect clair, est parcouru d'un fin réseau de chromatine qui semble rayonner à partir du nucléole. Le nucléole est rond et a subi une forte croissance depuis le stade précédent. Son diamètre est de 4,5 μ pour un noyau de 11 μ (figure 13).

2° Ovocyte pédonculé. L'ovocyte se dégage peu à peu, mais demeure fixé à la paroi par un pédoncule. Chez certains ovocytes, le pédoncule persiste jusqu'à ce que la taille définitive soit atteinte, chez d'autres il disparaît plus tôt (figure 10).

3° Ovocyte libre. En fin de croissance l'ovocyte se détache de la paroi. Lorsque l'ovogenèse n'est pas trop avancée, chaque ovocyte conserve sa forme ronde, mais peu à peu, sous la pression des autres ovocytes, il prend une forme polyédrique plus ou moins marquée. D'autre part, les limites des acini s'estompent beaucoup plus que dans les glandes mâles.

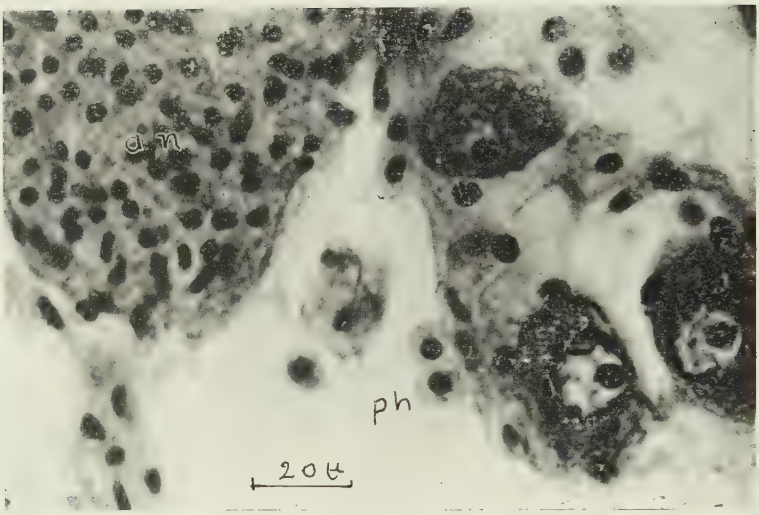

Fig. 13. — Ovocytes au début de la vitellogenèse : noyaux clairs à chromatine localisée à la périphérie ; nucléole important. On remarque en outre des phagocytes *(ph)* et un « amas nécrotique » *(an)*.

La taille définitive des ovocytes est de 45-50 μ, celle du noyau, très clair à ce stade, de 28 μ en moyenne et celle du nucléole de 5 μ (figure 10). Il est à remarquer que le diamètre du nucléole a peu varié depuis le stade de l'ovocyte adhérent, tandis que pendant ce temps, celui du noyau a plus que doublé.

F. — *REPOS SEXUEL ET CASTRATION PARASITAIRE DE LA GONADE*

1. — LA GLANDE GÉNITALE AU REPOS SEXUEL.

Chez certains Mollusques Bivalves, la structure de la gonade disparaît lors de la phase de repos et les éléments sexuels se groupent en amas cellulaires indifférenciés dans la masse du conjonctif : c'est le cas de la Moule, par exemple (LUBET, 1959, p. 417).

Chez *Chlamys varia, la structure acineuse persiste* et l'aspect de la glande dépend de la structure et de l'importance relative de ses deux constituants : les acini d'une part, le conjonctif d'autre part.

a) *Description des acini.*

Parfois, il subsiste dans tel ou tel acinus un ovocyte non évacué ou un groupe de spermatozoïdes. Ce sont là des éléments résiduels qui disparaîtront par résorption sur place, avant la prochaine gamétogenèse.

Les acini peuvent être aplatis (la bosse de Polichinelle est alors rétractée), mais le plus souvent ils conservent leur forme normale (bosse de Polichinelle turgescente). Le centre des acini apparaît vide ; sur leur paroi on peut distinguer un certain nombre d'éléments.

α) *Les gonies.* On les trouve dispersées çà et là contre la paroi de l'acinus. En outre, dans la plupart des cas que nous avons examinés, nous avons décelé quelques gonies déjà transformées soit en ovocytes soit en spermatocytes. Mais ces éléments en restent *aux tout premiers stades de la phase de différenciation.* Nous sommes persuadé que cet état, correspondant à l'ébauche d'une différenciation, persiste tout au long du repos sexuel. Si cette hypothèse était exacte, cela signifierait que l'indifférenciation absolue d'une glande serait, en fait, très rare.

β) *Amas nécrotiques.* Il arrive souvent que l'on trouve — surtout dans les glandes mâles — des accumulations de chromatine dégénérée emballée dans un cytoplasme dépourvu de membrane. C'est ce que Lubet (*ibid.*, p. 415) a appelé « amas nécrotiques ». Comme cet auteur, et contrairement à Coe et Turner (1938), nous pensons qu'il ne s'agit pas d'un « processus atypique de spermatogenèse » mais plutôt d'une dégénérescence sur place des éléments sexués, aussi bien femelles que mâles (figure 13).

γ) *Paroi des acini et canaux évacuateurs.* La paroi des acini est délimitée par une mince couche conjonctive. Celle-ci fait place à un épithélium cilié à l'endroit où l'acinus débouche dans un canalicule. Les canalicules évacuateurs prennent leur expansion maximale pendant la phase de repos, car ils ne sont plus assujettis à la pression des acini.

b) *Le tissu conjonctif.*

Réduit à quelques cellules de Leydig, lors de la maturité de la glande, le tissu conjonctif forme, pendant le repos sexuel, des travées généralement grêles entre les acini. Par contre, sur les bords de la glande, il se développe un conjonctif assez important sous l'épithélium. On y distingue :

α) *des cellules de Leydig,* de 6-7 μ de diamètre, parfois tassées les unes contre les autres, parfois reliées entre elles par des trabécules cytoplasmiques. Ce sont les constituants essentiels du conjonctif.

β) *des cellules vésiculeuses de Langer,* qui contiennent du glycogène (mis en évidence par la technique du P.A.S. dimedon), dont la taille moyenne est de 12 μ, mais qui peuvent atteindre 20 μ dans leur plus grande dimension. Ce sont là des tailles bien plus faibles que celles qui ont été observées chez *Gryphaea angulata* Lmk par Bargeton (1943).

γ) *des amoebocytes,* dont l'abondance est variable. Le type le plus fréquent est constitué par des cellules de 5 à 6 μ à cytoplasme clair, à noyau rond intensément coloré. Un autre type, plus rare, est constitué de cellules un peu plus grandes à cytoplasme comportant des granulations.

Le tissu conjonctif demeure très réduit chez *Chlamys varia,* par rapport à d'autres Lamellibranches, à activité saisonnière, comme les Huîtres ou les Moules. Déjà Lubet (*ibid.*, p. 511) précisait qu'on « ne rencontre jamais de cellules adipogranuleuses, à réserves lipidiques ». Par ailleurs, il y a peu de glycogène. Il est donc vraisemblable que le tissu conjonctif ne joue qu'un rôle physiologique restreint.

2. — LA CASTRATION PARASITAIRE DE LA GONADE.

Chez les Lamellibranches, on compte de nombreux exemples de castration parasitaire totale ou partielle par les Cercaires de Trématodes. Nous n'en avons jamais rencontré chez *Chlamys varia,* pas plus que chez *C. distorta* et *C. opercularis.*

A notre connaissance, la littérature ne signale aucun cas de parasitisme de la gonade chez *C. varia.*

Parasitisme par une Haplosporidie.

Notre attention a été attirée par des individus à glandes génitales présentant, dans certaines zones, une couleur orangée tout à fait anormale.

MM. les Professeurs Grassé et Hollande ont bien voulu examiner les préparations histologiques que nous en avons tirées. Il s'agit, selon eux, d'une Haplosporidie (*Haplosporidia,* Caullery et Mesnil, 1899), vraisemblablement du genre *Haplosporidium.*

Ces parasites, que l'on rapproche des Sporozoaires, mais dont les affinités sont mal connues, se caractérisent par leurs spores uninucléées de structure simple. On les rencontre surtout chez les Annelides. Chez les Mollusques Bivalves, un cas de parasitisme indirect par Haplosporidie a été signalé. En effet, *Anurosporidium pelseneeri* Caullery et Chapp. infeste les sporocystes de *Cercaria lutea* (Giard), Trématode parasite de la gonade de *Donax trunculus* L. (Caullery et Chappelier, 1906).

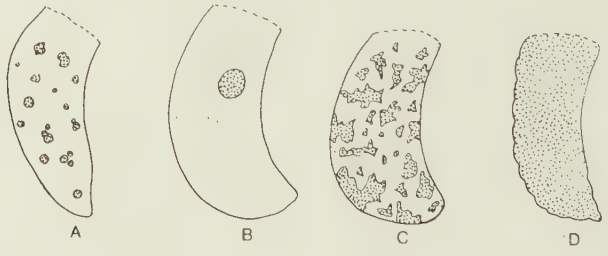

Fig. 14. — Aspects de la glande génitale de *Chlamys varia* infestée par une Haplosporidie du genre *Haplosporidium.* En blanc : glande au repos sexuel ; en grisé clair : glande en activité sexuelle ; en grisé sombre : régions envahies par *Haplosporidium. A :* début d'invasion par points dispersés (rade de Brest, octobre 1962). *B :* une seule tache centrale (rade de Brest, mars 1963). *C :* aspect en mosaïque, rappelant extérieurement certains cas d'hermaphrodisme (rade de Brest, juin 1961). *D :* glande génitale totalement castrée (rade de Brest, janvier 1963).

Dans le cas présent, il s'agit d'un parasitisme direct, les spores du parasite se multipliant dans les acini de la gonade. Nous avons reconnu 15 cas de parasitisme en rade de Brest (sur environ 8 000 échantillons examinés). Nous l'avons également trouvé chez *Chlamys opercularis*, où il semble relativement plus fréquent.

Aspect macroscopique de la glande parasitée.

Le parasite se signale par la présence de taches opaques de couleur orange. Ces taches sont plus ou moins étendues ; la figure 14 en donne quelques aspects typiques. La castration peut être totale (1 cas). On rencontre le parasite à toute époque de l'année, aussi bien dans les gonades au repos sexuel, qu'en activité.

Aspect histologique du parasitisme.

Il est intéressant de noter que l'attaque du parasite se fait acinus par acinus. On peut voir, à côté d'acini intacts, des secteurs totalement envahis par le parasite (figure 15). Les zones infestées perdent leur structure acineuse primitive: les parois constituent un réseau complexe très contourné, au milieu duquel se dispersent les spores très abondantes et petites (noyau d'1 μ environ). Il semble

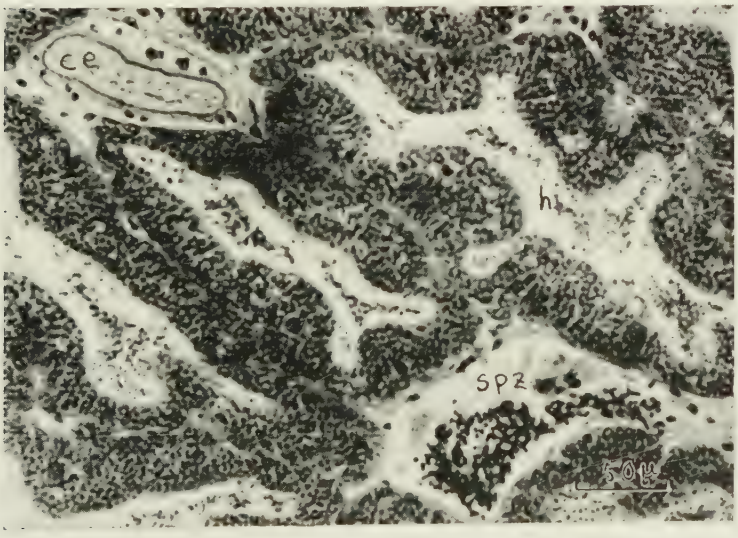

Figure 15. — Glande génitale de *Chlamys varia*, envahie par une Haplosporidie du genre *Haplosporidium*. L'attaque du parasite se fait acinus par acinus. Ainsi à côté des acini parasites *(h)*, dont les parois prennent un aspect contourné, on remarque un acinus intact où se déroule une spermatogenèse normale *(spz)* et un canalicule évacuateur qui n'a subi aucune modification *(ce)*.

que l'infestation débute, chez les femelles, par un développement du parasite au sein du vitellus, puis la membrane de l'ovocyte éclate, ce qui libère les spores (figure 16).

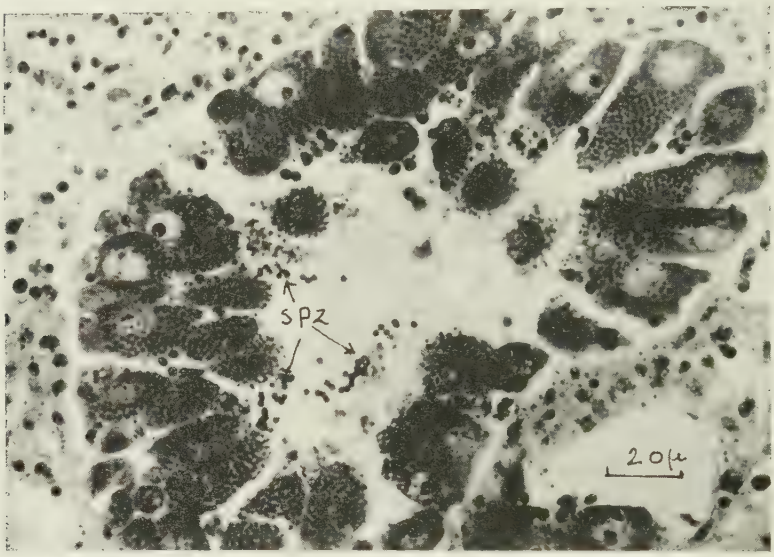

Fig. 16. — Acinus d'une gonade hermaphrodite de *Chlamys varia* envahie par un *Haplosporidium*, qui a multiplié ses spores dans le vitellus des ovocytes. Les spermatozoïdes résiduels *(Spz)* se distinguent par leur taille (2 μ) des noyaux d'*Haplosporidium* (1 μ), qui s'échappent des ovocytes.

G. — *ORIGINE ET FORMATION DE LA GLANDE GENITALE*

Les étapes de la formation de la glande génitale ont été suivies sur des coupes sériées effectuées sur de jeunes exemplaires de 2 à 20 mm, récoltés à marée basse, fixés sous des pierres.

1. — LES INITIALES GÉNITALES.

Les initiales génitales se situent dans une région limitée au-dessus par le péricarde, en avant par l'ébauche rénale, en arrière par le muscle adducteur (ou par le muscle du pied).

On les repère sur des individus de 2 à 3 mm. A partir de 3 mm il y a déjà ébauche de bosse de Polichinelle, remplie de mésenchyme lâche.

Nous n'avons pas pu suivre sur nos coupes le passage des éléments sexuels de la région péricardique à la bosse de Polichinelle, qui, généralement, s'effectue par des cordons ou tubules, comme nous le verrons plus loin, au sujet de l'organogenèse de la glande génitale de *Glycymeris glycymeris*.

2. — LA BOSSE DE POLICHINELLE ET LA FORMATION DES ACINI.

Dans la bosse de Polichinelle, où s'enfonce l'anse intestinale, le mésenchyme devient plus dense et s'enrichit en cellules sexuelles. Celles-ci se groupent en acini. En réalité il s'agit d'abord d'un amas de gonies ou cellules-mères de gonies. Puis, peu à peu, les cellules s'écartent, délimitant la lumière de l'acinus. Les gonies se répartissent contre les parois et demeurent indifférenciées pendant un temps relativement long (phase de multiplication). Peu après la formation des acini a lieu l'élaboration des canalicules évacuateurs.

3. — AMBISEXUALITÉ JUVÉNILE.

Lorsque les gonies se différencient, on constate que dans une même glande peuvent être observés :

a) Des acini mâles, où l'on distingue des spermatogonies (noyaux de 5 μ), des spermatocytes (noyaux de 3,5 μ) et des spermatozoïdes en nombre toujours réduit ;

b) Des acini femelles où des gonies se sont différenciées en *ovocytes prévitellogéniques*, dont la taille de 12 μ, avec noyau de 5-6 μ, à nucléole unique très net (2 μ), ne peut prêter à confusion ; dans chaque acinus le nombre d'ovocytes est peu élevé : de 3 à 8 ;

c) Des acini mixtes où se mêlent les deux séries décrites ci-dessus. La figure 17 en donne un exemple caractéristique. Nous

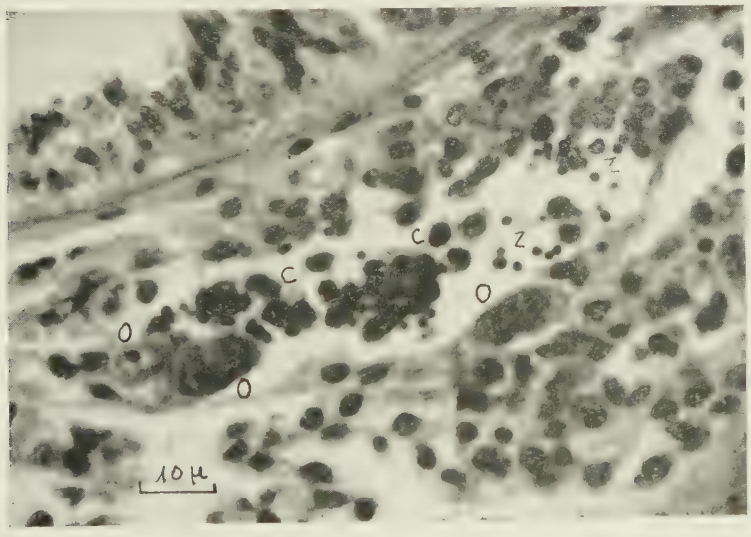

Fig. 17. — Ambisexualité juvénile chez *Chlamys varia*. Dans ce jeune acinus, situé dans la bosse de Polichinelle, on distingue trois ovocytes *(o)*, des spermatocytes *(c)* et des spermatozoïdes *(z)*.

n'avons pas constaté la présence d'ovocytes en vitellogenèse. Il est vraisemblable que les éléments femelles avortent et sont résorbés sur place ; il est aussi possible que les premiers spermatozoïdes produits ne soient pas évacués.

Nous avons trouvé quatre exemples d'un tel hermaphrodisme chez des individus de 10 à 18 mm, comme le montre le tableau suivant :

TAILLE EN mm	EBAUCHES GENITALES				
	Zone péricardique	Bosse de Polichinelle	Acini asexués	Acini mixtes	Acini mâles
2	+				
2	+				
2	+				
3	+	+			
3	+	+			
3	+	+			
3	+	+			
4	+	+			
4		+			
6		+	+		
6		+			
6		+			
8		+	+		
8		+			
10		+	+		
10		+	+		
10		+		+	
12		+		+	
14		+		+	
18		+		+	
20		+			+
20		+			+

Sur un nombre aussi restreint d'observations, nous ne pouvons conclure à la généralité de la phase ambisexuelle pour l'espèce. Nous savons seulement qu'elle est très fugace puisque, lors des examens de sex-ratio, nous avons trouvé dix-huit échantillons de tailles comprises entre 14,5 et 18,5 mm, pour lesquels le sexe était bien déterminé : pour tous il s'agissait du sexe mâle.

Sur les coupes concernant les exemplaires mâles de 20 mm, nous avons constaté que les acini paraissaient aussi nombreux que dans une glande adulte, mais beaucoup plus petits (en moyenne 75 μ), bien que fonctionnels.

En résumé. — Les acini peuvent se former dans la bosse de Polichinelle sur des exemplaires de 6 mm, la poussée hermaphrodite peut se manifester chez des individus de 10 à 18 mm, mais chez d'autres une phase mâle fonctionnelle peut déjà apparaître lorsque la taille de 14,5 mm est atteinte.

CHAPITRE III

LES CHANGEMENTS DE SEXE chez *CHLAMYS VARIA*

A. — *LES DONNES DES POURCENTAGES SEXUELS (SEX-RATIO)*

1. — DÉTERMINATION DE L'AGE EN FONCTION DE LA TAILLE.

a) *Les méthodes.*

D'une façon générale, les méthodes de détermination de l'âge des Lamellibranches sont de trois types: stries d'accroissement, étude statistique d'une population, élevages. Voyons dans quelle mesure il est possible d'appliquer ces méthodes au cas de *Chlamys varia.*

— Les stries d'accroissement sont plus ou moins marquées selon les régions. Elles semblent nettes près de La Rochelle, mais la difficulté réside dans l'interprétation de la striation. DALMON (1935) considère qu'il y a deux stries par an, LETACONNOUX et AUDOUIN (1956) une seule: les résultats sont très différents. En rade de Brest les stries d'accroissement n'apparaissent qu'exceptionnellement, par exemple chez les individus ayant changé de biotope ou subi des perturbations: on ne peut en tenir compte.

— L'étude statistique d'une population donnée peut être analysée par la méthode de PETERSEN, basée sur l'évolution des tailles modales. A chaque mode correspond une année. Mais la méthode n'est praticable que si la croissance est suffisante et si la période de reproduction est courte. On ne pourra l'appliquer à *Chlamys varia* qu'avec circonspection.

— Les élevages d'individus marqués peuvent renseigner sur le rythme de croissance. Encore faut-il que les conditions d'expérience

soient proches des conditions naturelles. Or rien n'est plus délicat à réaliser que la nutrition des filtreurs d'eau. En laboratoire il est impossible d'obtenir une croissance normale. L'emploi de caisses grillagées immergées sur des fonds propices est préférable, à condition que la concentration des individus dans un espace restreint et les manipulations qu'ils subissent lors des contrôles, ne viennent pas défavoriser leur croissance.

b) *Les résultats publiés.*

Dalmon (1935) ne donne aucun chiffre, sa méthode repose sur l'examen des stries d'accroissement ; elle est illustrée par une grande planche photographique (p. 277). L'auteur tient compte des pontes qui ont lieu en mai et de celles qui ont lieu en septembre, ce qui lui permet de distinguer la croissance de 6 mois en 6 mois.

Letaconnoux et Audouin (1956) utilisent les trois méthodes envisagées plus haut. Malheureusement leurs résultats ne sont pas toujours concordants (voir les échelles proposées en p. 144 et en p. 153 de l'article cité).

Enfin Lubet (1959), travaillant à Arcachon, utilise la méthode de Petersen, avec contrôles sur élevages.

En définitive l'accord est loin d'être réalisé entre les différents auteurs, comme le montre le tableau suivant où sont indiquées les tailles en mm.

GROUPE		Dalmon La Rochelle (1935	Letaconnoux et Audouin La Rochelle (1956)		Lubet Arcachon (1959)
			p. 144	p. 153	
0	de 0 à 1 an	24 (6 mois) 31	23	23	25-26
I	de 1 à 2 ans	38 (1 an 6 mois) 45	33	37	39-40
II	de 2 à 3 ans	52 (2 ans 6 mois)	39	44	43-45
III	de 3 à 4 ans		42	47	48-50
IV	de 4 à 5 ans		45		
Taille maximale		66 (4 ans)	50 (6 ans) p. 151		50 (4 ans)

c) *L'âge des pétoncles en rade de Brest.*

En rade de Brest on peut trouver des échantillons atteignant 64 mm, alors qu'à La Rochelle et Arcachon la taille dépasse rarement 50 mm. Comme la pêche est aussi active dans les deux régions, il faut envisager à Brest une croissance plus rapide plutôt qu'un âge plus avancé des échantillons pour expliquer la différence de taille. Cette première remarque nous montre que les échelles précédentes ne pourront s'appliquer à Brest: il faut en établir une originale.

Pour cela nous avons tenté l'utilisation des trois méthodes décrites plus haut, mais nous nous sommes heurté à maintes difficultés.

En ce qui concerne nos élevages d'animaux marqués, placés en viviers, aucun renseignement valable n'a pu être obtenu sur le rythme de croissance par suite des perturbations créées par les biopsies de glandes génitales. Souvent entre deux prelèvements la croissance a été nulle, d'autres fois elle était de l'ordre de 3-4 mm, mais dans ce dernier cas des stries de croissance soulignaient chaque intervention.

Ne pouvant appliquer la méthode des stries d'accroissement qui, rappelons-le, n'existent pas *normalement* sur les échantillons brestois, nous avons utilisé une méthode indirecte qui s'y rattache. Début mars 1963, une fixation de naissain de Balanes, d'une exceptionnelle intensité, a eu lieu dans la rade de Brest. Au cours des différents dragages de l'année, nous avons pu suivre l'évolution des Balanes sur les coquilles vides ou vivantes. Sur certains Pétoncles les Balanes étaient si denses qu'elles marquaient les limites de la coquille, au moment de leur fixation. Sur ceux-ci, récoltés le 3 septembre 1963, nous avons pu évaluer leur taille en mars et déduire l'accroissement en 6 mois. Pour les jeunes (groupe 0 en mars), la moyenne de croissance est de 9 mm, pour les groupes suivants elle est successivement de 5 mm, 3,5 mm, 1 mm et nulle.

D'autres indications nous ont été données par l'application de la méthode de PETERSEN sur des statistiques de populations. Ainsi en mai-juin, sur des individus sexués obtenus en dragage, on trouve deux modes bien définis à 36 mm (groupe I) et 47 mm (groupe II).

D'autres résultats ont été établis en octobre et février-mars. La confrontation des données des différentes méthodes nous a permis d'établir une échelle approximative pour la rade de Brest.

GROUPE	LIMITES DE CLASSE (en mm)	CROISSANCE ANNUELLE (en mm)
Groupe 0 (de 0 à 1 an)	1 - 29	28
Groupe I (de 1 à 2 ans)	29 - 44	15
Groupe II (de 2 à 3 ans)	44 - 52	8
Groupe III (de 3 à 4 ans)	52 - 57	5
Groupe IV (de 4 à 5 ans)	57 - 60	3
Groupe V (de 5 à 6 ans)	60 - 62	2
Groupe VI (de 6 à 7 ans)	62 - 64	2

Les limites des classes que nous proposons dans le tableau ci-dessus, ne sont pas absolues. Elles peuvent varier selon les conditions biologiques: populations côtières ou de profondeur, biotopes vaseux ou de maërl, etc.

En définitive, il nous paraît impossible de déduire de façon satisfaisante l'âge des Pétoncles en fonction de leur taille. Contrairement à DALMON, LUBET, LETACONNOUX et AUDOUIN qui ont toujours classé leurs exemplaires par groupes d'âge, nous renoncerons à cette méthode et nous ne parlerons désormais que des *classes de tailles*.

2. — MODALITÉS DE L'ÉCHANTILLONNAGE.

On sait toute l'importance qu'accordent les statisticiens au mode d'échantillonnage. Or, pour *Chlamys varia* nous avons employé plusieurs techniques de ramassage ; il est donc nécessaire de voir s'il en résulte une conséquence sur les valeurs du pourcentage sexuel.

Les résultats obtenus à la drague sont généralement constants. Ainsi, pour les dragages de mai-juin en rade de Brest, nous avons obtenu:

DATE	NOMBRE DE FEMELLES	NOMBRE DE MALES	POURCENTAGES DE MALES
13 mai 1961	97	161	62,4
16 mai 1963	100	146	59,4
28 mai 1963	106	153	59,1
15 juin 1963	71	112	61.2

Par contre, les ramassages à la main, qui se font en concurrence avec les pêcheurs du littoral et impliquent une sélection plus ou moins consciente, ont des caractéristiques beaucoup plus irrégulières. C'est ainsi que nous avons obtenu un taux de masculinité de :

62 % (Le Bindy - Le Roz, rade de Brest, mai 1961).
50 % (Le Bindy - Le Roz, rade de Brest, juin 1962).
34 % (Ile de Bailleron, Golfe du Morbihan, mai 1962).

Ces constatations nous montrent que le pourcentage sexuel *global* d'un échantillon peut varier considérablement *selon le mode de ramassage ;* on devra en tenir compte dans les calculs statistiques.

3. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS.

Si beaucoup d'auteurs se sont intéressés à la sexualité de *Chlamys varia,* il n'y a guère que LUBET qui ait donné des chiffres à propos du pourcentage sexuel. Nous ne pourrons donc comparer nos résultats qu'à ceux de cet auteur.

a) *Les effectifs.*

Pour les populations de Brest, dont les tailles des individus sexués varient de 14 mm à 64 mm, nous obtenions une trop grande dispersion des données en adoptant un classement millimétrique. Nous avons donc réduit le nombre de classes en adoptant une valeur de 2 mm pour chacune de celles-ci ; les centres des classes deviennent alors 14,5 ; 16,5 ; 18,5, etc. Ce groupement des données, par sa modération même, ne défigure pas les résultats, comme nous avons pu nous en assurer en dressant les courbes par classes millimétriques ou par classes de 2 mm.

On trouvera dans le tableau 13 les résultats concernant les pourcentages sexuels en fonction de la taille en rade de Brest. Le nombre total des effectifs est de 2 637.

Sur ce tableau, on remarque que le nombre de mâles est supérieur à celui des femelles, que les moyennes de tailles des mâles (38,8 mm et 34,6 mm) sont plus faibles que celles des femelles (43,1 mm et 41,6 mm). Enfin, pour les plus petits Pétoncles (14 à 25 mm) il y a 97 à 82 % de mâles et pour les plus gros (45 à 60 mm)

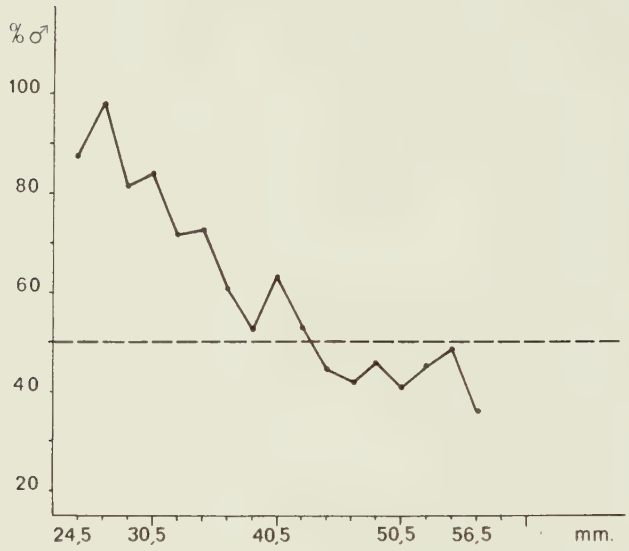

Fig. 18. — Taux de masculinité en fonction de la taille chez *Chlamys varia* (mai-juin, rade de Brest). On constate que la chute du taux de masculinité est importante jusqu'à 44,5 mm et plus atténuée au-delà. Cela signifie que l'intensité du passage de la phase mâle à la phase femelle n'est pas constante.

de 48 à 35 % ; proportions très comparables à celles qui apparaissent dans les tableaux de Lubet (1959, tableau xx, p. 540). Cependant cette chute du taux des mâles n'est pas régulière ; entre les classes 44,5 et 54,5 le taux oscille entre 44 et 48 %, alors qu'entre les classes 28,5 et 38,5 il tombe de 82 à 52 % ; autrement dit, *l'intensité des changements de sexe, de mâle en femelle, n'apparaît pas constante* (voir figure 18).

b) *La représentation graphique.*

Les graphiques représentant des pourcentages sont toujours discutables lorsque les données d'origine ne portent que sur des nombres faibles. C'est le cas pour les populations animales où les tailles extrêmes ne sont représentées que par quelques individus ; dès lors les moindres écarts de la série sont considérablement et artificiellement amplifiés. C'est pourquoi nous n'avons représenté graphiquement (fig. 18) que les valeurs centrales du taux de masculinité (de la classe 24,5 à 56,5 mm).

Pour avoir une représentation graphique complète et fidèle des populations, nous avons établi les polygones de fréquence des deux sexes (figures 19 et 20). On remarque immédiatement sur ces deux graphiques un décalage vers la droite du polygone des femelles par rapport à celui des mâles. Cependant, si la différence entre les polygones des mâles et des femelles est bien marquée pour les jeunes jusqu'à la classe 36,5, elle est beaucoup plus estompée au-delà.

d) *Interprétation statistique.*

Jusqu'ici, à la lecture des tableaux ou des graphiques qui en découlent, nous avons pu remarquer une certaine différence entre mâles et femelles. Le but de l'interprétation statistique est de pré-

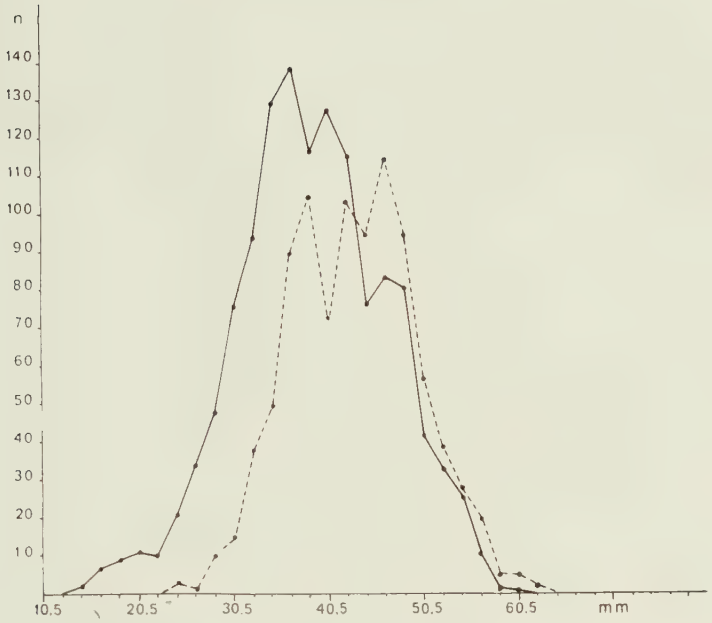

Fig. 19. — *Chlamys varia*. Polygones de fréquence établis en mai-juin sur 2 248 exemplaires récoltés en rade de Brest. La différence entre le polygone des mâles (traits continus) et celui des femelles (en tiretés) est nette jusqu'à la taille de 40,5 mm, peu sensible par la suite.

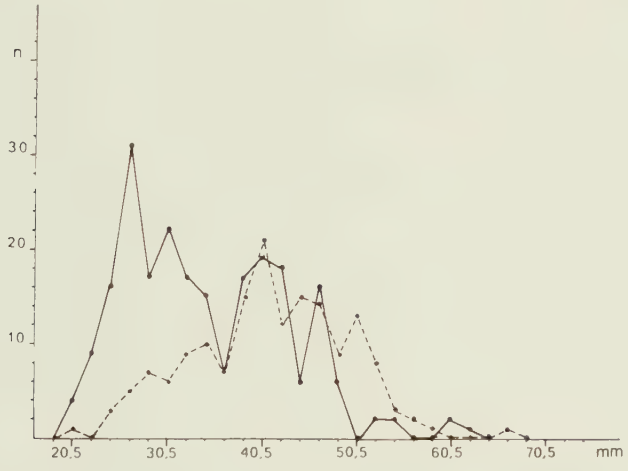

Fig. 20. — *Chlamys varia*. Polygones de fréquence établis en septembre sur 389 exemplaires récoltés en rade de Brest. La différence entre le polygone des mâles (traits continus) et celui des femelles (en tiretés) n'apparaît que pour les tailles inférieures à 36,5 mm.

ciser si cette différence est significative et, si oui, dans quelle mesure. Il s'agit donc de passer d'une impression à une quasi-certitude.

La réponse du statisticien est toujours probabiliste. Comme nous avons à mettre en évidence un problème nouveau, il est préférable de baser les calculs sur la probabilité maximale soit P = 0,99 (ou 99 %), ce qui donnera plus de poids à nos déductions. Nous avons adopté la nomenclature proposée par Lison dans son ouvrage *Statistique appliquée à la biologie expérimentale* (1958).

1. — CHLAMYS VARIA *RECOLTE EN MAI-JUIN EN RADE DE BREST*

Nous avons deux séries de mesures, caractérisées comme suit:

CARACTERISTIQUES (Nomenclature de Lison)	MALES (Echantillons A)	FEMELLES (Echantillons B)
n	1 299	949
m	38,8	43,1
S x^2	81 464	41 929
s^2	62,76	44,22
s	7,92	6,65

Ces deux séries suivent la distribution normale et leurs écarts-types sont voisins: on peut appliquer le test t de Student. D'après les tables de dispersion, en fixant un intervalle de confiance bilatéral à 99 %, nous avons:

$$-2{,}58 \leqslant t \leqslant 2{,}58$$

En suivant la méthode de Lison (1958, p. 55), la valeur calculée: t = — 13,96, est située à l'extérieur de l'intervalle d'acceptation. Ainsi nous avons une probabilité de 99 % que la « vraie » moyenne de tailles des mâles soit différente de la « vraie » moyenne de tailles des femelles, autrement dit: la différence entre les moyennes des tailles des mâles et des femelles est *hautement significative.*

Limites de l'intervalle de confiance de la différence entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles. Pour P = 0,99, nous trouvons après calculs 3,49 et 5,11.

Nous en déduisons qu'il y a une probabilité de 99 % que soit exacte l'hypothèse que la « vraie valeur » de la différence des moyennes de tailles soit comprise entre 3,49 et 5,11 mm.

2. — CHLAMYS VARIA *RECOLTE EN SEPTEMBRE EN RADE DE BREST*

En suivant le même raisonnement que ci-dessus, nous trouvons t = — 8,8. Cette valeur est encore extérieure à l'intervalle de confiance à 99 % et cette fois encore la différence entre les moyennes

de tailles des mâles et des femelles est *hautement significative.*

L'intervalle de confiance de la différence entre les moyennes est ici compris entre 4,29 et 8,71 pour une probabilité de 99 %. Le plus grand écart des limites s'explique par le nombre plus faible des données.

Différence des pourcentages sexuels par classe de taille.

Nous ne pourrons appliquer la méthode d'investigation qu'aux récoltes de mai-juin en rade de Brest, encore ne sera-t-elle pas praticable pour les classes de 14,5 à 22,5 et de 58,5 à 62,5 où le nombre de données est trop faible.

Fixons-nous le niveau de probabilités P = 0,99. En nous référant aux graphiques de la distribution binomiale (cf. Croxton et Cowden, *Applied general statistics,* p. 679, nous déduisons, après calculs, que la différence de proportions entre mâles et femelles est *hautement significative pour les classes de 24,5 à 36,5 mm et pour la classe 40,5 mm.* Pour les autres classes on ne peut pas conclure, et la différence observée sur les graphiques est trop faible pour être significative. Cette constatation doit nous inciter à la prudence dans l'interprétation des polygones de fréquence.

Comparaison avec les résultats de Lubet.

Par l'analyse statistique nous pouvons, en outre, confirmer la grande ressemblance de nos données avec celles de Lubet (1959). En effet nous avons déduit après calculs, que chez cet auteur:

1° La différence entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles est aussi *hautement significative* (P = 0,99).

2° La différence de proportion sexuelle est *hautement significative* pour les classes millimétriques de 19 à 33 ; pour les autres classes on ne peut pas conclure (bassin d'Arcachon, mai 1951).

Ainsi l'analyse statistique permet d'établir des comparaisons extrêmement précises et d'exprimer la protandrie de *Chlamys varia* en termes nouveaux.

B. — *LES DONNEES DU MARQUAGE ET DES ELEVAGES*

1. — MODE DE MARQUAGE.

Une méthode simple consiste à parquer séparément ♂ et ♀ dans des cages grillagées. Au bout d'un certain laps de temps, on y constate (ou non) des changements de sexe. L'inconvénient de cette méthode réside dans son caractère global, en quelques sorte anonyme. Nous avons voulu, quant à nous, suivre le comportement de chaque animal grâce au *marquage individuel.* La technique que

nous avons utilisée ne diffère que par des points de détail de celle de Letaconnoux et Audouin (1956) pour *Chlamys varia* et de celle de Faure (1956) pour *Pecten maximus*.

Sur une plaquette de *rhodoïd* de 1 cm et 4 cm de dimensions et 4/10e de milimètres d'épaisseur, un numéro de quatre chiffres est gravé. La plaquette est fixée à l'animal par un fil de nylon passé dans l' « oreille » du Pétoncle trouée à la chignole (figure 21).

Fig. 21. — Pétoncle marqué. L' « oreille » ventrale a été percée à la chignole pour y passer le fil de nylon qui retient la marque de rhodoïd.

Le numéro permet l'identification du Pétoncle dont toutes les caractéristiques (taille, poids, aspect de la gonade, sexe, maturité des gamètes) sont notées à chaque examen.

Le *rhodoïd* présente l'inconvénient d'être attaqué par l'eau de mer: au bout de deux ans la plaquette est deux fois moins épaisse et les numéros deviennent difficiles à lire. Lors de la perforation des « oreilles » le manteau de l'animal peut être écrasé et devenir une source d'infection ; on évite cet inconvénient en perforant le plus près possible du bord. Malgré ces difficultés, le mode de marquage adopté constitue une solution valable pour les expériences envisagées.

2. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGES.

a) *Les élevages en laboratoire.*

Nous avons tenté deux méthodes: en eau courante et en circuit fermé.

A Roscoff, dans les bacs à eau de mer courante, les Pétoncles dépérissent lentement, leur affaiblissement progressif se caractérisant par le relâchement du muscle adducteur et un décollement partiel entre le manteau et la coquille. L'addition de lait en poudre, proposée par LUBET (1959, p. 505) n'a guère apporté de vitalité à ces élevages qui furent décimés en quelques mois.

Les élevages en aquarium à circuit fermé, réalisés à Brest, étaient généralement plus prospères, tant que l'équilibre biologique était maintenu. Pour cela le fond de l'aquarium contenait du calcaire sous forme de maërl, ceci pour éviter l'acidification du milieu. Quelques « nettoyeurs » comme les Bernard-L'Ermite se chargeaient de faire disparaître les Pétoncles morts ou très affaiblis, ce qui évitait la putréfaction. La nourriture des Pétoncles consistait en Diatomées (*Phaeodactylum tricornutum* Bohlin) et en Algues flagellées (*Isochrysis galbana* Parke) élevées sur milieu de culture Erd-Schreiber. L'apport de nourriture se faisait à petites doses régulières.

Malgré toutes ces précautions l'équilibre biologique demeurait précaire ; à la moindre perturbation il était rompu de façon irréversible, provoquant parfois en quelques heures la disparition totale d'un élevage (par exemple: expérience de l'aquarium chauffé en décembre 1962, voir page 135).

Ainsi les élevages en laboratoire se sont en général soldés par des échecs, ce qui est d'autant plus regrettable qu'ils représentent la seule technique où l'on puisse agir expérimentalement sur le milieu.

b) *Les élevages en mer.*

Dès janvier 1961 nous immergions au port de Brest des cages grillagées posées sur le fond, et retenues par un câble aux viviers flottants des « mareyeurs brestois ». Les fonds situés sous les viviers des mareyeurs étaient de vase pure, donc peu propices au développement des Pétoncles. Mais il m'était impossible d'immerger les cages grillagées ailleurs: hors des lieux protégés, elles auraient vite disparu.

En plus de l'envasement, d'autres causes accidentelles: grillage sectionné par *Maïa squinado* Rondelet (qui dévorent les Pétoncles en en brisant la coquille), filin rompu, grillage rongé par la rouille, expliquent en grande partie les fortes pertes subies dans nos élevages en 1961.

En 1962 nous disposions d'un vivier flottant qui fut installé près de la passe est, le long de la digue sud du port. Les cages grillagées se trouvaient cette fois à l'intérieur du vivier, recouvertes en perma-

nence de 20 centimètres d'eau. Mais comme les Pétoncles s'accrochaient sur le fond des cages, ils vivaient en général sous 50 à 70 centimètres d'eau. De juin à septembre 1962, la mortalité dans l'élevage fut relativement faible. Mais dès cette époque et jusqu'en 1964, des dragues travaillèrent à proximité de la passe est. La vase en suspension dans l'eau fut fatale pour beaucoup d'organismes filtreurs notamment les *Chlamys*. Malgré cet incident, ceux qui subsistèrent montrèrent des pousses très régulières. Il n'est pas douteux que ce type d'élevage est très proche des conditions naturelles et j'en citerai pour preuve le fait que de jeunes Pétoncles sont venus se fixer sur l'extérieur des cages grillagées, là où la place n'était pas occupée par les Balanes, les Ascidies et les Moules, qui prolifèrent dans le vivier.

3. — TAUX DE MORTALITÉ.

Si les élevages en vivier se sont montrés les plus intéressants, il n'en reste pas moins que le taux de mortalité y a été extrêmement élevé. Ainsi pour le premier élevage, sur 1623 individus marqués du 12 janvier au 26 mai 1961, les pertes atteignaient 59,9 % en août, 75,4 % en septembre et 98,2 % en avril 1962. Pour le second élevage, mis en place en juin 1962, les pertes atteignaient 21,9 % en septembre 1962, 90,2 % en mai 1963 et 94,8 % en septembre 1963.

Cette mortalité s'explique, nous l'avons vu, en grande partie par des causes accidentelles, elle s'explique aussi par les examens pratiqués sur les échantillons où l'émersion, l'ouverture des valves, la biopsie de la gonade, représentent une série d'opérations qui détermine un affaiblissement souvent fatal. En particulier, les examens pratiqués en juin ou août sont désastreux, par suite d'une température ambiante trop élevée.

Sur le deuxième élevage je n'ai pratiqué de contrôles qu'en mai et septembre ; or, bien que plus réduit au départ (843 individus contre 1623 dans le premier élevage), il s'est maintenu plus d'un an.

Signalons enfin que les échantillons non marquées, gardés en réserve dans les viviers, n'ont jamais subi de fortes pertes.

4. — RÉSULTATS OBTENUS (VOIR TABLEAUX 3 A 9).

a) Le rythme des émissions des gamètes (jusqu'à quatre en une saison), a pu être suivi, comme nous l'avons précédemment signalé (p. 133). En ce qui concerne la croissance, les résultats se sont révélés trop irréguliers pour être retenus (p. 153).

b) Un certain nombre d'hermaphrodites a été trouvé au cours des examens pratiqués sur la glande génitale. Nous avons établi à ce sujet un tableau comparatif entre les élevages et les récoltes dans la nature :

ORIGINE	NOMBRE d'examens	NOMBRE d'hermaphrodites observés	POURCENTAGE
Dans la nature	4 348	12	0,27
Elevage 1961	2 405	12	0,49
Elevage 1962	843	18	2,18

Dans la rubrique « nombre d'examens », n'ont été comptés que ceux qui concernaient le stade B ou C, puisque le stade A correspond à des individus asexués.

En ce qui concerne les élevages, le premier examen de mise en route n'a pas été compté puisqu'il s'agit alors d'échantillons provenant de la nature.

Ces réserves faites, on remarque que la proportion d'hermaphrodites observée dans l'élevage de 1961 est comparable à celle des prélèvements dans la nature. La différence qui subsiste s'explique aisément. Sur les échantillons d'élevage qui avaient changé de sexe, nous avons, par principe, effectué des prélèvements pour l'histologie: en examinant les coupes correspondantes, nous avons quelquefois découvert des cas extrêmes d'hermaphrodisme où l'un des sexes n'était représenté que par de rares gamètes. Or sur préparations extemporanées, les seules pratiquées sur des échantillons récoltés dans la nature, il est impossible de mettre en évidence un hermaphrodisme aussi subtil.

Il n'en est plus de même pour l'élevage 1962, où la proportion d'hermaphrodites est bien plus élevée que dans les deux autres cas. S'agit-il d'une conséquence des conditions de milieu, ou de la nature même des populations étudiées ? Nous ne saurions conclure.

c) Enfin le marquage individuel nous renseigne précisément sur les changements de sexe. Le tableau suivant en résume les résultats:

ORIGINE		CHANGEMENTS DE SEXE en une saison (pourcentages)	
		De mâle en femelle	De femelle en mâle
Elevage 1961	Banc de Lanvéoc	1,3	0,6
	Chenal de l'Aulne	12,8	0,8
Elevage 1962	Le Bindy - Le Roz	6,9	5,8
	Chenal de l'Armorique	7,7	0

L'inégalité des pourcentages est très frappante. Il est vrai que les différents élevages ont aussi des caractères bien tranchés. Ainsi, le stock du banc de Lanvéoc est surtout constitué d'individus âgés (45 mm en moyenne), tandis que celui du chenal de l'Aulne comporte beaucoup plus de jeunes (38 mm en moyenne). Mais ce n'est pas la seule différence: le banc de Lanvéoc est exclusivement formé de *Chlamys varia* (voir p. 121). Ceux-ci sont très noirs et fortement encombrés d'espèces sessiles. Le banc du chenal de l'Aulne est mixte, les *Chlamys varia* y sont de couleur claire et leur coquille est généralement propre. Certes, il ne s'agit là que de différences superficielles qui s'expliquent par l'écologie, mais elles sont très bien marquées et connues des pêcheurs eux-mêmes, aussi avons-nous pensé utile de les signaler.

Entre les populations du Bindy-Le Roz, d'origine côtière exondable, et celles du banc mixte du chenal de l'Armorique, on remarque une différence de comportement sexuel concernant cette fois les changements de la phase femelle à la phase mâle. Là aussi il semble que ce soit la nature même des populations qui doive être mise en cause.

Il y aurait donc en rade de Brest diverses populations qui diffèreraient par leur sexualité.

On remarque encore, sur le tableau ci-dessus, que les changements de sexe sont à peine plus fréquents en 1962 qu'en 1961. Or, nous l'avons vu plus haut, les pourcentages d'hermaphrodites observés sont cinq fois plus élevées en 1962 (alors que les examens des glandes furent plus fréquents en 1961). Sans pouvoir l'expliquer, nous devons constater *que la proportion d'hermaphrodites observés dans une population n'est pas en relation directe avec la proportion de changements de sexe.*

5. — PRINCIPAUX TYPES DE CHANGEMENTS DE SEXE.

Les modalités de changement de sexe qui ont pu être analysées par la méthode du marquage se révèlent très variables: on peut y distinguer cinq groupes.

1° *Changements de la phase mâle à la phase femelle, entre deux saisons de reproduction.*

Ce cas a été signalé par LUBET (1959) et confirmé par REDDIATH (1962). Personnellement, nous l'avons mis en évidence sur de faibles effectifs après l'hiver 1961-1962 (2 exemples) et après l'hiver 1962-1963 (6 exemples) (voir tableaux 3, 8 et 9).

2° *Changements de la phase mâle à la phase femelle, au cours d'une saison de reproduction.*

Cette modalité n'était pas connue. LUBET (1959, p. 514) semble même l'exclure puisqu'il écrit : « Un fait important à signaler est que l'inversion sexuelle ne paraît pas se produire pendant la durée du stade III » (le stade III correspond à la « période de reproduction »).

Dans nos élevages ces changements ont été extrêmement fréquents : 46 en 1961, 37 en 1962 et 1963. Pour certains d'entre eux la phase hermaphrodite intermédiaire a été décelée (voir tableaux 3, 5, 8 et 9).

3° *Changements de la phase femelle à la phase mâle au cours d'une saison de reproduction.*

LUBET (1959) fait état de cette modalité dont il attribue la découverte à REDDIATH. Il écrit en effet (p. 503) : « K. REDDIATH a récemment bien voulu m'indiquer qu'il avait observé chez deux individus le changement du sexe femelle en sexe mâle ». Mais lorsqu'en 1962 REDDIATH publia les résultats de ses expériences, il s'agissait du changement inverse : « Twelve *male* individuals were place in a cage... on 17 october 1958... On examination on 6 february 1959, two of them were found to have changed into *female* ». C'est donc une de nos précédentes publications (LUCAS et FRANC, 1962) qui a fait mention pour la première fois d'authentiques changements de femelles en mâles : il s'agissait, dans cette publication, de trois cas observés dans les élevages de 1961. Dans les élevages de 1962, treize changements de cette nature furent contrôlés, avec, dans de nombreux cas, la mise en évidence d'intermédiaires hermaphrodites (voir tableaux 4 et 5).

4° *Changements de la phase femelle à la phase mâle entre deux saisons de reproduction.*

Malgré la faiblesse des effectifs que nous avons réussi à maintenir pendant deux saisons consécutives, un cas de changement en mâle a été mis en évidence en 1963, sur un lot dont nous avons vérifié le sexe femelle en mai et septembre 1962 (voir tableau 7).

5° *Successions de changements de sexe.*

En commentant l'hermaphrodisme successif de *Chlamys varia* LUBET (1959, p. 502) précise « ...sans qu'il soit encore possible de savoir si le même individu présente une ou plusieurs inversions sexuelles au cours de sa vie ». Désormais on peut répondre par l'affirmative à cette question en précisant même que plusieurs inversions sexuelles peuvent avoir lieu au cours d'une seule période de reproduction.

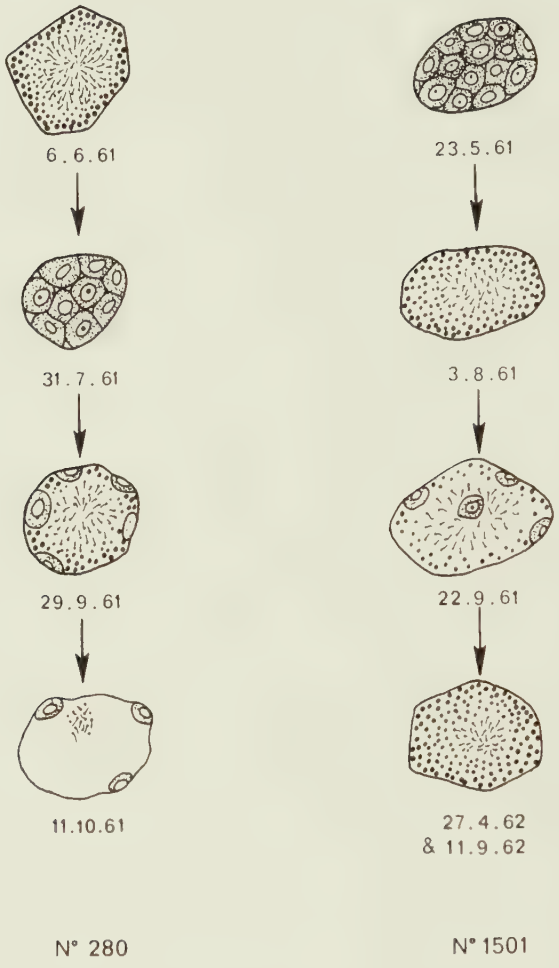

Fig. 22. — Représentation schématique de l'évolution au niveau de l'acinus, de deux exemplaires marqués (n° 280 et n° 1 501) de l'élevage en vivier (1961). Les successions ont été établies d'après les résultats d'examens histologiques, effectués aux dates indiquées sous les figures.

Ces inversions multiples concernent deux individus des élevages de 1961, dont voici les détails :

N° 280. — Individu marqué en février 1961. En juin il fonctionne comme mâle ; fin juillet la glande génitale contient d'abondants ovocytes ; fin septembre elle est hermaphrodite, la spermatogenèse étant en voie d'achèvement et les ovocytes au début de leur développement. En octobre les ovocytes résiduels semblent dégénérés. Il y aurait donc eu succession de quatre phases sexuelles différentes, la dernière ayant avorté, ce qui se résume ainsi :

Juin 1961	Juillet 1961	Septembre 1961	Octobre 1961
Phase mâle	Phase femelle	Hermaphrodite Phase mâle fonctionnelle + ph. femelle	Phase femelle (avortée)

N° 1 501. — Individu marqué en mai 1961 : il est alors femelle. En août il est mâle, en pleine spermatogenèse. En septembre il est hermaphrodite : la spermatogenèse est avancée tandis que la phase femelle en est à ses débuts. En avril 1962 : début de spermatogenèse. Encore mâle en septembre 1962. Suivi pendant plus d'un an, cet individu a montré les phases suivantes, toutes fonctionnelles :

Mai 1961	Août 1961	Septembre 1961	Avril 1962	Septembre 1962
Phase femelle	Phase mâle	Phase hermaphrodite (mâle puis femelle)	Phase mâle	Phase mâle

Ces deux exemples prouvent que, *pour une minorité* des effectifs d'élevage, il peut y avoir une succession de changements de sexe. *Chlamys varia* se range alors dans le cas de « sexualité alternative » selon la terminologie de Coe (1942), et son comportement devient tout à fait comparable à celui des huîtres ovipares : *Crassostrea virginica* (Gmelin) et *Ostrea gigas* Thunberg. C'est là un résultat important et insoupçonné jusqu'ici.

C. — *LES DONNEES DE L'HISTOLOGIE*

1. — PASSAGES DE LA PHASE MALE A LA PHASE FEMELLE DANS DES ACINI MIXTES.

Nous avons classé les figures concernant ce mode de passage selon l'état d'évolution de l'ovogenèse.

a) *Début de l'ovogenèse.*

Les acini sont remplis par des éléments en spermatogenèse active, le plus souvent aux stades M d 4 ou M d 5. Mais contre les parois des acini, on rencontre des ovocytes au début de leur développement (stades F d 1 ou F d 2) et près d'eux des ovogonies. Nous avons souvent rencontré cet aspect (figure 23), dans lequel le passage d'une phase à une autre se fait sans discontinuité.

Plus rarement, nous avons trouvé de jeunes ovocytes (stades F d 2 ou F d 3) contre les parois d'acini alors qu'à l'intérieur il n'y a plus que des spermatozoïdes résiduels (stades M r 2 et M r 3). Cette fois les deux phases sont nettement distinctes, il y a eu un certain temps de repos avant la formation des ovogonies (figure 24).

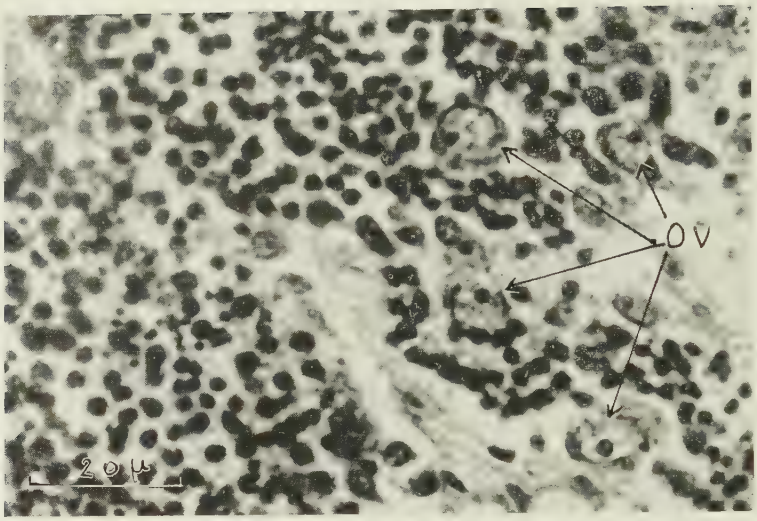

Fig. 23. — Passage de la phase mâle à la phase femelle chez *Chlamys varia*. Début de l'ovogenèse (stade Fd1) et spermatogenèse encore active (stade Md4). Sur le bord de l'acinus, au milieu des spermatocytes, on reconnaît quatre ovocytes prévitellogéniques *(ov)*.

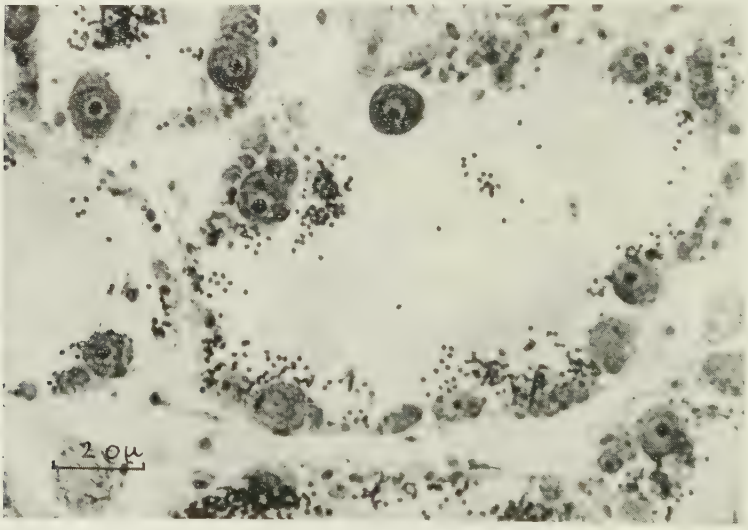

Fig. 24. — Passage de la phase mâle à la phase femelle chez *Chlamys varia*. La spermatogenèse est déjà très avancée (stade Mr2), tandis que l'ovogenèse débute. Entre les deux phases l'activité de la glande génitale s'est interrompue.

b) *Phases mâles et femelles équilibrées.*

A ce stade nous avons les plus remarquables figures. Les ovocytes, dont certains peuvent avoir terminé leur croissance, forment une couronne périphérique dans l'acinus, dont le centre est rempli

de spermatides et spermatozoïdes. Nous devons interpréter ce cas comme la suite du type M d 4/5 + F d 2 précédemment décrit, puisqu'il y a, ici aussi, continuité entre les deux phases (figure 25).

Fig. 25. — Passage de la phase mâle à la phase femelle chez *Chlamys varia*. Eléments mâles au centre des acini, éléments femelles sur les bords. Les deux phases se succèdent sans interruption dans le même acinus.

c) *Ovogenèse avancée.*

Les ovocytes, de taille définitive, ont quitté les bords de l'acinus et en occupent le centre (stades F d 4, F d 5). Les spermatozoïdes résiduels (stades M r 2, M r 3) qui subsistent se trouvent généralement au centre des acini, ce qui est normal puisqu'ils ont été élaborés plus tôt que les ovocytes, mais très souvent *ils refluent vers les parois et s'insinuent entre les ovocytes* (figure 26). Dès lors la structure n'est plus caractéristique et l'interprétation n'est possible que lorsqu'on connaît l'histoire de l'individu, ce qui est le cas présentement, grâce aux élevages marqués. Notons cependant que l'examen des produits sexuels qui se trouvent dans les canalicules évacuateurs, peut aider à l'interprétation.

d) *Discordance de maturité entre acini d'une même glande.*

Il arrive que, dans une glande on puisse distinguer deux ou même trois séries d'acini, qui n'en sont pas au même stade d'évolution. Nous avons retenu deux exemples typiques, à partir de nos élevages de 1961 :

Exemplaire n° 1166. — Individu mâle le 5-5-61, hermaphrodite le 20-6-61, ultérieurement (1-8-61 et 29-9-61) femelle. La glande hermaphrodite contient deux types d'acini, très

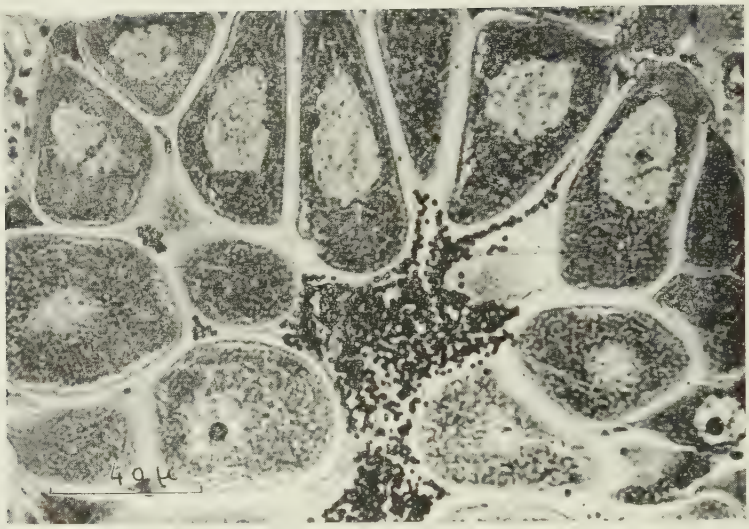

Fig. 26. — Passage de la phase mâle à la phase femelle chez *Chlamys varia*. Stade de l'ovogenèse avancée: les ovocytes ont atteint leur taille définitive (stade Fd5), tandis que la phase mâle précédente n'est plus représentée que par quelques spermatozoïdes résiduels rassemblés au centre de l'acinus.

contrastés. Les uns, de grande taille, sont remplis par les éléments d'une spermatogenèse qui n'en est qu'au stade M d 3 et par de très rares ovocytes aux premiers stades de développement (F d 1/d 2), qui se localisent contre les parois. Les autres acini, généralement plus petits, sont à moitié vidés et ne contiennent que des spermatozoïdes résiduels au centre (stades M r 1/r 2) tandis que sur les bords il y a une couronne continue d'ovocytes en accroissement (stade F d 3).

Exemplaire n° 1589. — Mâle précédemment (26-5-61 et 3-8-61), hermaphrodite le 22-9-61. Stades ultérieurs inconnus. Sur coupe on distingue trois types d'acini. Dans certains les spermatozoïdes sont encore nombreux (stades M r 1) au centre, et sur les bords on décèle des ovocytes prévitellogénétiques et des ovogonies (stades F d 1).

Dans d'autres acini l'ovogenèse est très avancée: certains ovocytes sont en accroissement mais d'autres sont déjà libres, atteignant 50 μ (stade F d 4). Parmi eux, de rares spermatozoïdes résiduels (stade M r 3). Enfin, il existe des acini uniquement femelles, qui sont soit des acini formés *de novo*, soit d'anciens acini d'où tous les produits mâles auraient été éliminés (figure 27).

2. — PASSAGES DE LA PHASE FEMELLE A LA PHASE MALE, DANS DES ACINI MIXTES.

a) *Début de spermatogenèse.*

On peut, ici encore, comme dans les changements inverses, distinguer deux types:

1° Continuité de la gamétogenèse. Dans les acini on trouve au centre des ovocytes mûrs (F d 5, F r 1) et sur les bords le début d'une spermatogenèse. Mais très vite le sperme s'insinue entre les ovocytes et s'infiltre jusqu'au centre de l'acinus. Si l'on ne connaissait pas les antécédents de la gonade, il pourrait y avoir confusion avec le cas précédemment étudié de l' « ovogenèse avancée, dans le passage de la phase mâle à la phase femelle » (figure 28).

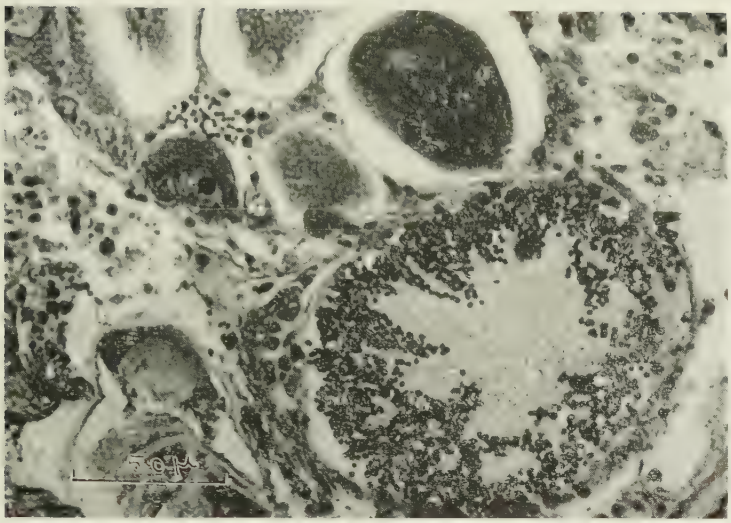

Fig. 27. — Passage de la phase mâle à la phase femelle chez *Chlamys varia*. Cas particulier où tous les acini ne sont pas au même stade d'évolution. On reconnaît ici un acinus à spermatozoïdes abondants (stade Mr1) et, au-dessus, un acinus mixte à spermatozoïdes résiduels (stade Mr3) et ovocytes déjà proches de la maturité (stade Fd4). (Exemplaires d'élevage n° 1 589).

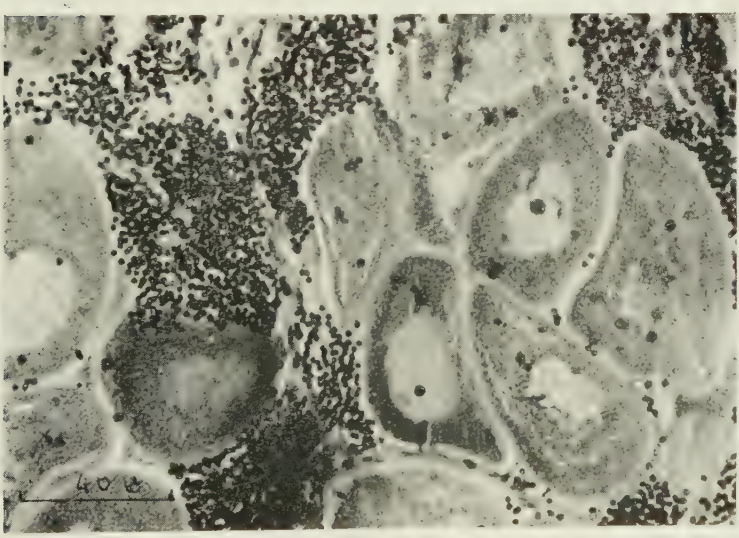

Fig. 28. — Passage de la phase femelle à la phase mâle chez *Chlamys varia*. Au centre des acini de gros ovocytes libres ; à la périphérie les éléments d'une spermatogenèse récente.

2° Discontinuité de la gamétogenèse. Il y a entre l'ovogenèse et la spermatogenèse un temps d'arrêt. Ceci se traduit par le fait que les ovocytes ont été en grande partie évacués (stades F r 2, F r 3), alors que les gamètes mâles viennent de se former (stades M d 3, M d 4).

b) *Phases mâles et femelles équilibrées.*

Les ovocytes mûrs occupent une grande partie de l'acinus et sont entourés de spermatozoïdes nombreux. Très souvent la structure en acini se distingue mal et l'aspect de la préparation est alors confus. Lorsque la délimitation des acini est possible, on constate que les ovocytes en occupent généralement le centre (figure 29).

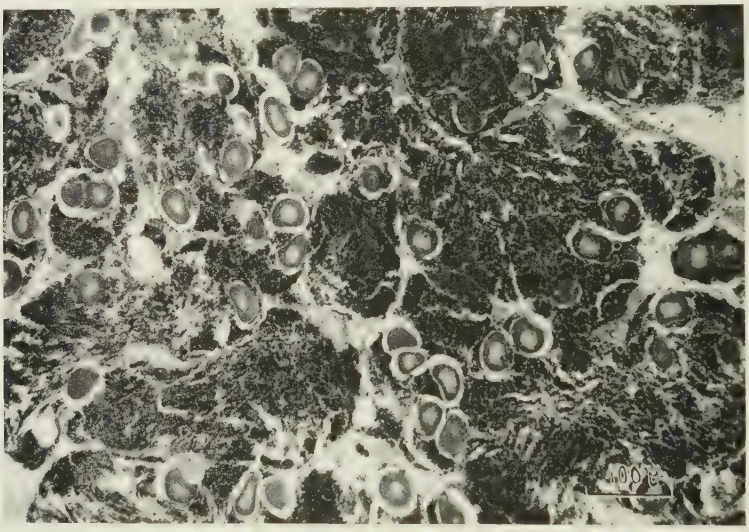

Fig. 29. — Passage de la phase femelle à la phase mâle chez *Chlamys varia*. Sur cette vue d'ensemble, où la structure acineuse apparaît mal, on voit de gros ovocytes (provenant de la phase femelle précédente), au milieu des éléments d'une spermatogenèse déjà bien avancée.

c) *Spermatogenèse avancée.*

Il ne reste plus, dans les acini, de spermatocytes ni même de spermatides: il n'y a guère que des spermatozoïdes, qui en sont déjà au stade M d 5 ou M r 3. Le souvenir du changement de phase ne se retrouve que dans la présence de quelques ovocytes résiduels (figure 30).

d) *Changements de phase successifs ?*

Une figure d'hermaphrodisme (figure 31) nous montre un aspect peu courant, qui peut s'interpréter comme le résultat de deux chan-

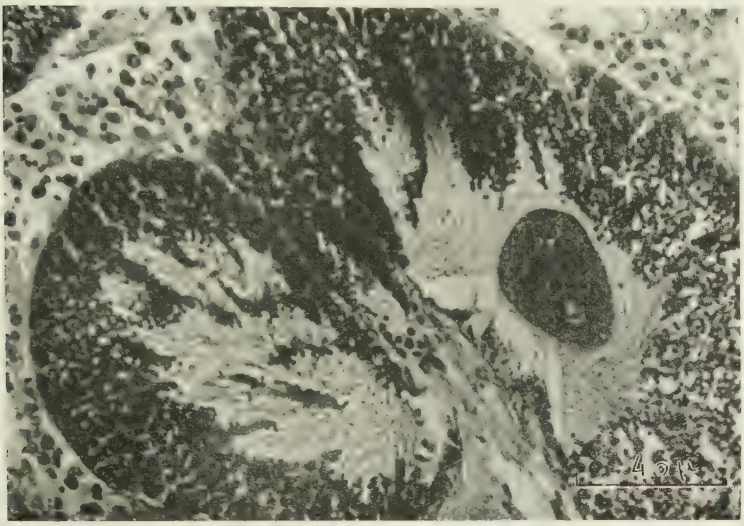

Fig. 30. — Passage de la phase femelle à la phase mâle chez *Chlamys varia*. La spermatogenèse est déjà bien avancée (stade Md4), tandis que de la phase femelle antérieure il ne reste qu'un ovocyte isolé au milieu des flagelles des spermatozoïdes.

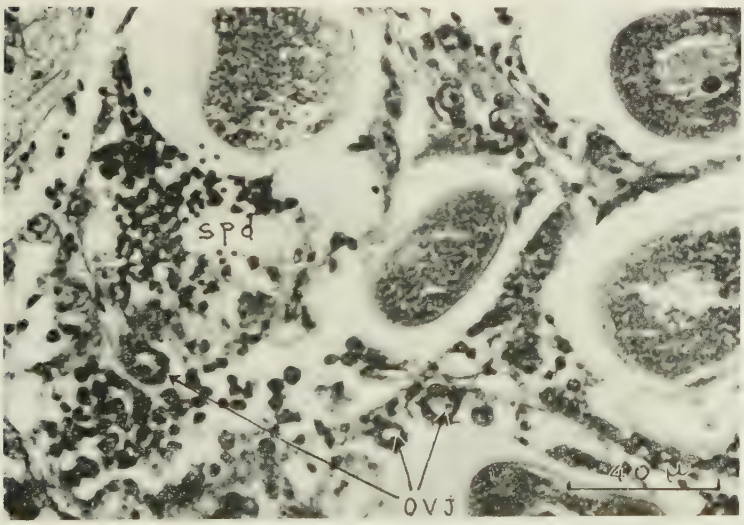

Fig. 31. — Changements de phases sexuelles chez *Chlamys varia*. Cas particulier où l'on peut distinguer dans un même acinus trois séquences successives. 1° Fin d'ovogenèse, représentée par les gros ovocytes mûrs. 2° Spermatogenèse localisée, où l'on reconnaît surtout des spermatides *(Spd)*. 3° Début d'ovogenèse, comportant des ovocytes jeunes au stade de la prévitellogenèse *(Ovj)*.

gements successifs, où les trois phases seraient demeurées simultanément présentes. En effet, dans un même acinus, on trouve: des ovocytes d'environ 50 μ bien ronds, libres et très souvent même cytolysés: ils représentent une ancienne phase femelle, non encore éliminée ; des spermatocytes et des spermatides, accumulés en petits groupes, localisés dans certains secteurs de l'acinus ; des ovocytes en phase de prévitellogenèse ou au tout début de la vitellogenèse. Peu nombreux, ils semblent peu actifs et pourraient constituer un matériel de réserve.

3. — ACINI DE SEXES DIFFÉRENTS, JUXTAPOSÉS.

Il arrive qu'à côté d'acini mixtes, il existe des secteurs où les acini soient unisexués. J'en ai trouvé deux cas, mais comme les acini de sexes différents étaient mêlés les uns aux autres, cette hétérogénéité n'apparaissait pas à l'examen macroscopique de la glande.

Exemplaire n° 637. — Individu trouvé hermaphrodite dans la nature et mis en élevage le 20-6-62. Ultérieurement femelle (le 12-9-62). Les deux types d'acini sont nettement contrastés.

Les acini mâles sont grands (en général 500 μ, mais parfois 700 μ) bourrés des éléments d'une spermatogenèse active au stade M d 4.

Les acini femelles, de 250 à 300 μ seulement, sont constitués de quelques gros ovocytes (45-50 μ) et de nombreux autres de petite taille (10 μ environ), cet état se traduisant par le symbole F d 5/d 3. Faut-il voir dans ces acini femelles des formations *de novo* ? Ce serait très vraisemblable (figure 32).

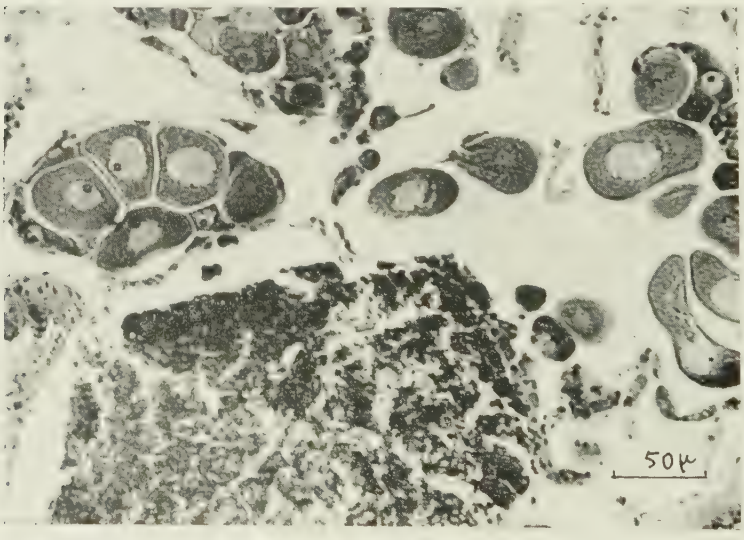

Fig. 32. — Passage de la phase mâle à la phase femelle chez *Chlamys varia*. Cas particulier à acini unisexués juxtaposés. Ici un acinus mâle de grande taille, entouré d'acini femelles. (Exemplaire d'élevage n° 637).

Exemplaire n° 1163. — Individu femelle le 20-6-62, hermaphrodite le 10-9-62. Stades ultérieurs inconnus.

La glande hermaphrodite comprend trois types d'acini: Acini femelles, ne contenant que des ovocytes mûrs peu nombreux (stade F d 5/r 1) ; Acini hermaphrodites, à ovocytes mûrs et spermatozoïdes ; Acini mâles contenant des spermatozoïdes plus ou moins abondants (stades M d 5/r 1).

Il peut s'agir de la représentation concrète de trois phases successives (passage de la phase femelle à la phase mâle), mais il est aussi possible que la phase mâle se soit déroulée parallèlement à la phase femelle et que la glande, en fin d'émissions mixtes, se prépare au repos sexuel, normal à cette saison.

En résumé. — L'abondance des exemplaires hermaphrodites nous a permis de suivre dans le détail la succession des stades pour les deux types de changements de phase sexuelle. Le cas général consiste dans la succession, *à l'intérieur d'un même acinus,* d'une phase à l'autre avec ou sans période de repos entre les deux phases. Nous avons décelé deux variantes: la différence de maturité entre acini d'une même glande et la possibilité de la formation d'acini *de novo.* Précisons que les gamètes mâles ou femelles se disposent dans les acini selon leur ordre de formation et qu'il n'y a pas de relation particulière entre les ovocytes et les parois des acini. Ceci est en contradiction avec les observations de Coe (1943) sur le *Teredo navalis,* où, rappelons-le, cet auteur a montré que les gonocytes en contact avec les parois des tubules et les cellules folliculeuses se développent en ovocytes, tandis que ceux qui étaient au centre des tubules évoluaient en spermatocytes.

CONCLUSION

Nous avons mis en évidence l'hermaphrodisme successif de *Chlamys varia* à l'aide de la statistique, du marquage et de l'histologie. Ces trois méthodes nous ont montré trois aspects différents mais concordants du phénomène étudié.

L'analyse statistique est la méthode de base pour la recherche de l'hermaphrodisme successif. Elle peut s'appliquer à toute espèce lorsque le nombre d'individus récoltés est suffisant. Il est cependant nécessaire d'avoir des populations où le nombre d'individus asexués ne dépasse guère 2 à 3 %, sinon les pourcentages sexuels perdent toute signification: il peut se faire par exemple que ce soit un seul des sexes qui n'ait pas encore atteint la maturité sexuelle, ou, en cas de castration parasitaire, que ce soit un seul des sexes qui soit attaqué. Il faut aussi vérifier dans quelle mesure les pourcentages sont modifiés par le mode de récolte ou l'époque de la récolte, ou encore par les conditions géographiques ou écologiques. La méthode est donc délicate dans ses conditions d'application, elle l'est aussi dans son interprétation. Nous avons pratiqué l'analyse des différences de taux de masculinité par classes de tailles et l'analyse de la différence entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles. Il

faut que ces deux analyses se révèlent à la fois significatives pour qu'il y ait hermaphrodisme successif et non pas seulement soit dimorphisme sexuel, soit inégalité de fait du taux de masculinité. Enfin, la méthode statistique ne rend compte que de la résultante de l'ensemble des phénomènes sexuels, qui ne varient pas tous dans le même sens. En définitive, l'analyse statistique sera essentiellement *une méthode de prospection.*

La méthode des élevages d'animaux marqués individuellement est la plus fructueuse. Malheureusement elle ne peut s'appliquer qu'à des espèces dont le sexe est déterminable sans sacrifier l'animal, ce qui est rarement le cas chez les Lamellibranches: *Chlamys varia* apparaît comme une heureuse exception. Nous avons montré tout l'intérêt des résultats acquis dans nos élevages: rythme des changements de sexe, sens des inversions, pourcentage de la population concernée par le phénomène.

La méthode histologique vient en aide aux deux précédentes. En faisant des biopsies sur des hermaphrodites trouvés dans la nature ou sur des animaux d'élevage ayant changé de sexe, nous avons pu retracer toutes les modalités d'inversion sexuelle au niveau de l'acinus. De plus, la méthode histologique, appliquée aux jeunes exemplaires, nous a permis de mettre en évidence un hermaphrodisme juvénile fugace.

Désormais les modalités de l'hermaphrodisme successif de *Chlamys varia* sont connues avec détails et les résultats acquis sur cette espèce pourront nous servir de référence dans les études sur d'autres Mollusques Bivalves.

DEUXIEME PARTIE

LA RECHERCHE DE L'HERMAPHRODISME SUCCESSIF CHEZ D'AUTRES BIVALVES PAR LES METHODES STATISTIQUES ET HISTOLOGIQUES

CHAPITRE I

ESPECES A HERMAPHRODISME SUCCESSIF

A. — CHLAMYS DISTORTA *(DA COSTA), 1778*

1. — DIFFÉRENCES ENTRE CHLAMYS DISTORTA ET CHLAMYS VARIA.

Différences morphologiques.

Les différences entre *Chlamys varia* et *Chlamys distorta* sont très nettes lorsqu'il s'agit des adultes, et certains auteurs n'hésitent pas à en faire deux genres différents en désignant cette dernière espèce sous le nom d'*Hinnites distortus.*

Cependant, quand on considère les jeunes de 1 cm par exemple, les ressemblances entre les individus des deux espèces sont telles qu'on peut les confondre. A ce stade, *Chlamys distorta,* comme *C. varia,* est libre ou fixé par son byssus ; comme chez *C. varia* le nombre de stries est généralement de 26 et, intérieurement, l'anatomie est identique, la glande génitale n'étant pas développée. Ce n'est que plus tard que *Chlamys distorta* acquiert ses caractères spécifiques : la valve droite se soude à un support et se déforme, les stries de la valve gauche se dédoublent (on en compte une cinquantaine chez les individus âgés) ; intérieurement la glande génitale est vivement colorée en rouge chez la femelle, en blanc chez le mâle.

Méthodes d'étude applicables.

Les différences morphologiques que nous venons de signaler entre les deux espèces sont en rapport avec un comportement différent. Dans l'eau la coquille déformée de *C. distorta* bâille très peu.

Hors de l'eau les valves sont de toutes parts contiguës, ce qui interdit l'ouverture de la coquille. Si l'on veut opérer à force, on brise la valve supérieure, relativement fragile. *Il s'ensuit que pour atteindre la glande génitale il faut sacrifier l'animal.*

Pour l'étude de la sexualité il ne sera donc pas possible d'utiliser les trois méthodes expérimentées sur *Chlamys varia ;* en particulier on devra renoncer à celle des élevages marqués. La comparaison ne pourra avoir lieu qu'à propos des données de « sex-ratio » et d'histologie.

2. — La glande génitale et le cycle de reproduction.

En adoptant l'échelle pratique (voir p. 131), on peut distinguer trois stades de maturité de la glande génitale, définis comme suit :

Stade A. — Glande génitale plus ou moins gonflée, translucide et incolore ; intestin visible par transparence.

Stade B. — Glande devenant opaque, se colorant en blanc chez les mâles, en rose chez les femelles : la couleur n'étant pas franche, une vérification histologique s'impose pour la distinction des sexes.

Stade C. — Glande opaque, gonflée, s'étendant largement sur l'hépato-pancréas. Coloration typique : rouge franc chez la femelle, blanc chez le mâle. Nous avons cependant noté, chez un individu âgé, l'existence d'une glande rose pâle contenant exclusivement des ovocytes mûrs (Roscoff, 26-7-61, taille 41 mm).

L'histologie de la glande génitale est très proche de celle de *Chlamys varia,* tant en ce qui concerne la structure des acini, qu'en ce qui concerne la gamétogenèse.

Il semble bien qu'à l'instar de *Chlamys varia,* la lignée ovogénétique ne dépasse pas le stade d'ovocyte de premier ordre, avant la ponte. La taille des ovocytes en fin de vitellogenèse est en moyenne de 58 μ, celle de la tête des spermatozoïdes de 2 μ.

Le cycle de reproduction est bien plus étendu que celui de *Chlamys varia.* On peut trouver, en rade de Brest, des animaux sexués *à toute époque de l'année.* Cependant les proportions de glandes mûres sont plus faibles de décembre à mars. Dans les eaux de l'île de Man, Reddiath (1962) estime qu'il y a activité sexuelle toute l'année, avec deux périodes principales d'émission : en mai-août et novembre-janvier.

3. — L'hermaphrodisme successif, d'après les pourcentages sexuels.

C'est Lubet qui, en 1959, suggéra le premier l'hermaphrodisme successif de cette espèce, d'après des valeurs de sex-ratio. Plus tard, dans une étude très documentée, Reddiath (1962) devait démontrer sans équivoque ce caractère à la fois par le taux de masculinité et par l'histologie.

Notre but n'est pas de confirmer un fait bien établi, mais de préciser les déductions de Reddiath en approfondissant les résultats de cet auteur et en comparant *Chlamys distorta* à *Chlamys varia.*

a) *Interprétation des données de* REDDIATH *(1962).*

L'auteur a établi les pourcentages sexuels pour 2 179 individus obtenus en dragage aux abords de l'île de Man. Les détails de la série figurent en un tableau (*ibid.*, p. 688), ordonné en 24 classes millimétriques, de 13 à 36 mm, mais qui ne comporte ni totaux ni caractéristiques statistiques. Les résultats sont concrétisés par un histogramme des pourcentages sexuels (*ibid.*, p. 688).

Ainsi, REDDIATH n'envisage qu'un seul aspect de la question: les différences du taux de masculinité d'une classe à l'autre et ceci sans étude critique.

Nous proposerons donc l'examen critique des proportions sexuelles par classes et l'étude de la différence des moyennes des mâles et des femelles.

1. — EXAMEN CRITIQUE DES PROPORTIONS SEXUELLES PAR CLASSE.

Rappelons que le principe de ce test est de mettre en doute l'hypothèse que la répartition des sexes soit de 50 %
En choisissant une probabilité de P = 0,99 nous sommes amenés, d'après les graphiques de la loi binomiale [1], à considérer que la différence des proportions entre mâles et femelles est *hautement significative pour les dix premières classes: de 13 à 22 mm.* Pour les autres classes (de 23 à 36 mm) on ne peut conclure.

2. — LA DIFFERENCE ENTRE LES MOYENNES DES MALES ET DES FEMELLES

Nous avons calculé, à partir des données de REDDIATH, les caractéristiques suivantes:

CARACTERISTIQUES (Nomenclature de LISON)	MALES (Echantillons A)	FEMELLES (Echantillons B)
n	1 211	949
m	23,19	25,52
$S\ x^2$	32 778	20 781
s^2	27,06	21,89
s	5,20	4,67

La différence de moyenne entre les mâles et les femelles est donc:

$$m_A - m_B = 2{,}33 \text{ mm.}$$

(1) CROXTON et COWDEN, *Applied general statistics*, p. 679.

Cette différence est-elle significative ?

Appliquons le test t de Student, en fixant un intervalle de confiance bilatéral à 99 %, dans ce cas nous avons, d'après les tables de dispersion de t : $-2{,}58 < t < 2{,}58$.

Or le calcul nous donne :

$$t = -10{,}78$$

Cette valeur est extérieure à l'intervalle requis pour l'hypothèse nulle, donc nous avons une probabilité de 99 % pour que la « vraie » moyenne des mâles soit différente de la « vraie » moyenne des femelles, autrement dit *la différence entre les moyennes est hautement significative.*

b) *Données originales en rade de Brest.*

Dans le Nord-Finistère, *Chlamys distorta* ne semble pas très fréquent à l'exception peut-être de certains fonds qu'il ne m'a pas été possible d'explorer. Les récoltes que nous avons faites sont en conséquence très sporadiques. De 1960 à 1963 nous n'avons obtenu en rade de Brest que 52 individus sexués. Ils ont en général été récoltés dans des coquilles vides de dragage, plus rarement dans des anfractuosités de rochers. Ils se répartissent comme suit :

REPARTITION DES SEXES EN FONCTION DE LA TAILLE

Taille en mm	Mâles	Femelles
13	1	
14	2	
16	1	
18	1	1
19	4	1
20	2	
21	2	2
22	3	1
23	1	
24		5
25	2	
26	3	1
27		4
28	1	1
29		2
30	1	3
31	1	3
33		2
36		1
38	1	

CARACTERISTIQUES

Caractéristiques (Nomenclature de Lison)		Mâles	Femelles
	n	26	27
	m	22,0	28,8
	$S\ x^2$	525	780
	s^2	20,18	31,20
	s	4,49	5,58

Le nombre des échantillons est trop faible pour pouvoir tenir compte des *pourcentages sexuels par classe ;* mais les *comparaisons de moyennes* de tailles sont possibles. Nous avons :

$$m_A - m_B = 4{,}8$$

Cette différence, malgré le faible nombre des échantillons, est-elle significative ?

En employant comme ci-dessus le test t, nous trouvons pour 50 degrés de liberté et une probabilité de 99 % :

$$-2{,}68 \leqslant t \leqslant 2{,}68$$

le calcul donne :

$$t = -3{,}45$$

La valeur de t étant à l'extérieur de l'intervalle, le cas de l'hypothèse nulle est à rejeter, donc *la différence des moyennes entre mâles et femelles est hautement significative.* Nous aboutissons à la même conclusion que pour les résultats de REDDIATH.

Remarque.

On pourrait objecter que les différences de moyennes calculées, 4,8 mm à Brest et seulement 2,33 mm à l'île de Man, semblent indiquer une grande dissemblance entre les deux populations. En fait, nous allons voir que cette dissemblance entre les deux populations n'a rien de significatif.

Calculons pour cela l'intervalle de confiance de la différence entre les moyennes des mâles et des femelles, avec une probabilité de 99 %. Nous trouvons pour l'île de Man les limites : 1,78 et 2,88, et, pour la rade de Brest, les limites : 8,5 et 1,1.

Ainsi constatons-nous que *les limites de l'intervalle de confiance calculées pour l'île de Man, se trouvent à l'intérieur des limites de l'intervalle de confiance calculées pour Brest.* Ce qui signifie que nous ne pouvons pas conclure que les populations de Brest et de Man diffèrent significativement au sujet de la différence entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles.

c) *Comparaison avec* Chlamys varia.

Le problème que nous voudrions résoudre est le suivant. Peut-on, d'après ce qui a été établi statistiquement, considérer l'hermaphrodisme successif de *Chlamys varia* en rade de Brest et celui de *Chlamys distorta* à l'île de Man, comme étant de même type ?

Rappelons que les résultats concernant les deux Pétoncles ont été obtenus sur des séries où le nombre d'individus était sensiblement équivalent.

1° D'après les tableaux, et les représentations graphiques qui en dérivent, on constate que *chez les deux espèces, le taux de masculinité varie de façon semblable ;* la chute du taux est très importante au-dessous de la taille moyenne de l'espèce, très faible au-dessus.

2° Le calcul statistique nous a montré :

A) Que les différences de proportions entre mâles et femelles sont *hautement significatives :* pour *Chlamys varia* dans les 7 premières classes parmi les 17 classes où le calcul a pu être fait ; pour *Chlamys distorta* dans les 10 premières classes parmi les 23 classes où le calcul a pu être fait. Ce sont là deux résultats extrêmement proches.

B) Que les différences entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles sont, pour les deux espèces, hautement significatives.

La concordance de tous ces résultats nous donne de fortes présomptions pour estimer que l'hermaphrodisme successif est de même type chez *Chlamys varia* et *Chlamys distorta.* Peut-on préciser cette ressemblance ?

Rappelons que la différence des moyennes de tailles des mâles et des femelles a été calculée égale à : 4,3 mm pour *Chlamys varia* en rade de Brest ; 2,33 mm pour *Chlamys distorta* à l'île de Man. Que signifient ces chiffres ?

Si l'échantillonnage avait été fait *strictement* de la même façon pour les deux espèces et si les deux espèces étaient *strictement* comparables au point de vue de la taille, cela voudrait dire que la différence de moyenne entre mâles et femelles, plus faible chez *C. distorta,* indiquerait une intensité de changement de sexe de mâle en femelle plus faible chez *C. distorta* que chez *C. varia.*

Mais les deux conditions énoncées n'ont pas été remplies ; aussi la comparaison n'est-elle pas valable. Or, il nous semble possible d'éliminer ces deux causes d'incertitude.

1° Puisque les échantillonnages n'ont pas été faits strictement de la même façon, on ne considèrera pas « la différence de moyennes » calculée, mais l'intervalle de confiance dans lequel se trouve la « vraie différence de moyennes », ceci pour une probabilité de 99 %. Nous avons alors :

$3{,}49 \leqslant d' \leqslant 5{,}11$ pour *C. varia* en rade de Brest (voir page 158).
$1{,}78 \leqslant d'' \leqslant 2{,}88$ pour *C. distorta* à l'île de Man (voir page 181).

2° Puisque les deux espèces n'ont pas des tailles strictement comparables, il est nécessaire de trouver un autre moyen de comparaison. Nous proposons le rapport R de la différence de moyenne, à l'amplitude de taille des animaux sexués. Cette amplitude A sera la différence entre la taille maximale et la taille minimale observées sur les animaux sexués de la population.

Remarque. — Cette amplitude représente la différence maximale théorique entre les moyennes des tailles des mâles et des femelles. Plus concrètement, on peut supposer par exemple que tous les mâles ont la taille minimale, et toutes les femelles la taille maximale : dans ce cas $d = A$.

Calcul du rapport R pour les deux espèces:

— pour *Chlamys varia* en rade de Brest:

$$A' = 62{,}5 - 14{,}5 = 48$$

$$R' \text{ maximal} = \frac{5{,}11}{48} = 0{,}106$$

$$R' \text{ minimal} = \frac{3{,}49}{48} = 0{,}072$$

— pour *Chlamys distorta* à l'île de Man:

$$A'' = 38 - 13 = 25$$

$$R'' \text{ maximal} = \frac{2{,}88}{24} = 0{,}115$$

$$R'' \text{ minimal} = \frac{1{,}78}{24} = 0{,}071$$

Nous constatons immédiatement une coïncidence remarquable entre les limites de R' et de R''. Précisons que ces limites sont hautement probables puisque basées sur des « intervalles de confiance à 0,99 ».

Conclusion.

Nous déduisons de nos calculs qu'il y a une forte probabilité pour que *l'intensité de changements de sexe de la phase mâle à la phase femelle* [1] *soit égale* chez *Chlamys varia* en rade de Brest et *Chlamys distorta* à l'île de Man. Le calcul du rapport R nous aura donc permis d'établir entre les deux espèces, une comparaison chiffrée quant à l'intensité des changements de sexe.

4. — L'ASPECT HISTOLOGIQUE DE L'HERMAPHRODISME SUCCESSIF.

Personnellement nous n'avons trouvé aucun hermaphrodite chez cette espèce. REDDIATH en signale 19 dont les tailles sont comprises entre 24 et 28 mm.

L'auteur décrit sous le nom de « true hermaphrodite » des individus à glandes génitales d'aspect homogène où dans les acini il y a des ovules sur les bords et des spermatozoïdes au centre: c'est la figure classique des passages de la phase mâle à la phase femelle, tout à fait semblables à ceux de *Chlamys varia* [2]. Aucune figure ne concerne le changement inverse.

(1) S'il y a, en plus, des changements de la phase femelle à la phase mâle, ce n'est que le bilan positif dans le sens de mâle en femelle qui est évalué.

(2) Il s'agit d'une interprétation personnelle. REDDIATH interprète le phénomène comme un hermaphrodisme statique, avec seulement une légère protandrie. Au sujet de cette figure il commente en effet: « The appearence of the spermatozoa in the centre of the follicles and of the sperm masses in the genital canals suggests that the sperm are released before the eggs ».

Dans un autre type d'hermaphrodisme, nommé « mixed-sex », la glande génitale a un aspect hétérogène à l'œil nu: il y a coexistence de tissu mâle et de tissu femelle. REDDIATH ne précise pas la fréquence de ce type.

Pour expliquer l'existence de ces « mixed-sex », il y a deux interprétations possibles:

— Ou bien ce sont des hermaphrodites constants à deux types de tissus sexuels juxtaposés. Ils se rapprocheraient des hermaphrodites exceptionnels rencontrés chez des gonochoriques comme *Mytilus edulis* L. et *Placopecten magellanicus* (Gmelin), par exemple. Dans ce cas ils ne participeraient pas aux changements de sexe.

— Ou bien ce sont des hermaphrodites successifs qui passent d'une phase sexuelle à une autre, mais dont différents secteurs de la glande ne réagissent pas simultanément (différences topographiques).

L'étude de REDDIATH est trop sommaire pour pouvoir choisir l'une ou l'autre interprétation.

Ajoutons que REDDIATH signale un « mixed sex » sur les trois cas d'hermaphrodisme qu'il a observés sur *Chlamys varia*. Personnellement, sur 42 hermaphrodites de *C. varia* nous n'en avons observé que deux possédant des acini mâles et femelles côte à côte (encore leur aspect extérieur était-il homogène, donc différent du « mixed-sex »). S'agit-il d'une variante géographique, ou ne serait-ce simplement qu'une différence d'interprétation ? La question mériterait d'être reprise.

Conclusion.

Chlamys distorta est un hermaphrodite successif où l'intensité des changements de la phase mâle à la phase femelle semble égale à celle de *Chlamys varia*.

L'étude statistique des pourcentages sexuels peut être considérée comme un domaine bien exploré. Par contre l'étude histologique serait à compléter. On sait que les passages de la phase mâle à la phase femelle peuvent avoir lieu au cours de la saison de reproduction, donc être observables sur coupes, mais on ignore si le changement inverse peut se réaliser ou si d'autres modalités interviennent.

B. — GLYCYMERIS GLYCYMERIS *(L.) 1758*

Glycymeris glycymeris est une espèce assez commune en Bretagne sur les fonds de sable ou de maërl de l'étage infralittoral. Cependant, nous avons éprouvé de grandes difficultés à nous en procurer. En effet, bien que l'espèce soit connue des pêcheurs sous le nom d' « Amande de mer », il est impossible d'en acquérir par la voie

commerciale, car elle n'est pas comestible. Nous avons dû procéder nous-même à des dragages qui ne se sont pas toujours révélés très productifs, faute d'expérience et de moyens matériels.

En ce qui concerne la sexualité de *Glycymeris glycymeris*, nous n'avons trouvé, dans la littérature scientifique, aucune mention d'hermaphrodisme, ni aucune donnée concernant les pourcentages sexuels. Le gonochorisme de l'espèce établi en 1854 par LACAZE-DUTHIERS n'a donc, jusqu'ici, jamais été mis en doute.

1. — LA GLANDE GÉNITALE.

a) *Etude macroscopique.*

L'animal ouvre rarement et peu ses valves, aussi ne peut-on en déterminer le sexe sans le sacrifier.

La glande génitale est située au-dessus du pied et s'insinue plus ou moins entre les organes de la masse viscérale. Un épais tégument la recouvre, aussi ne distingue-t-on généralement ni le sexe, ni l'état de maturité. Cependant, dans quelques cas, un réseau de canalicules se devine sous le tégument. Pour reconnaître le sexe il faut sectionner le tégument: le produit qui s'écoule de la glande est blanc chez les mâles et brun chez les femelles.

Nous n'avons pas rencontré de parasites dans la glande génitale. Mais, dans la cavité palléale, on trouve très fréquemment des *Pinnotheres pisum* (Sennant) femelles, matures ou non. Nous avons recueilli 63 Pinnothères sur 756 *Glycymeris* dragués en rade de Brest le 12 février 1963, soit une proportion de 8,3 % de *Glycymeris* parasités. En juillet 1961, en baie de Morlaix, nous avons eu 11 Pinnothères sur 143 *Glycymeris* (proportion: 7,7 %).

Nous n'avons pas décelé de relation entre le sexe de *Glycymeris* et la présence des Pinnothères, contrairement aux résultats d'AWATI et RAI (1931) sur *Ostrea cucullata* (Born).

b) *Etude histologique.*

1. — LA STRUCTURE DE LA GLANDE.

La gonade est une glande acineuse comportant des canaux ciliés qui convergent vers un canal évacuateur. Les acini sont bien délimités par un emballage conjonctif, mais leur forme est plus irrégulière que chez *Chlamys varia*, vraisemblablement à cause de leur insertion au milieu de faisceaux musculaires importants. Autant que leur forme, leur taille est variable et oscille entre 200 et 900 μ. Chez les femelles ils peuvent atteindre le millimètre.

2. — LA GAMETOGENESE (figure 33).

La spermatogenèse n'a été étudiée ni par RETZIUS (1904-1905), ni par FRANZEN (1956). Le spermatozoïde a une tête conique très

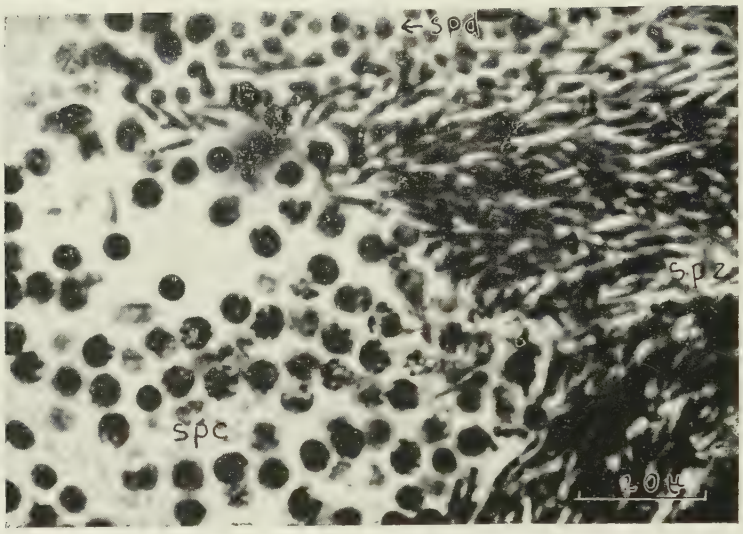

Fig. 33. — Spermatogenèse chez *Glycymeris glycymeris*. On reconnaît les spermatocytes *(spc)*, les spermatides *(spd)* et les spermatozoïdes *(spz)*.

aiguë. Elle est pourvue antérieurement d'un acrosome bien net et postérieurement de quatre sphères mitochondriales. L'ensemble de la tête et de la pièce intermédiaire mesure en moyenne 7,2 μ. Autres mesures: spermatogonies (noyau): 7 μ; spermatocyte I (noyau): 6 μ; spermatides: de 3,6 à 4,8 μ

Le déroulement de l'ovogenèse est semblable à celui des autres Lamellibranches. Les ovocytes libres sont entourés d'une gangue muqueuse et ont une grande taille. Observés sur le vivant, je leur ai trouvé une taille moyenne de 170 μ à maturité, mais en réalité ils sont légèrement ovalaires (160-180 μ).

2. — LE CYCLE DE REPRODUCTION EN RADE DE BREST.

Pour définir les stades de maturité de la glande, nous avons adopté l'échelle pratique, décrite à propos de *Chlamys varia* (page 131). Dans le cas présent le sexe est caractérisé par la couleur des produits génitaux au stade C, mais pour le stade B l'examen microscopique est nécessaire.

Le cycle de reproduction a été établi d'après l'examen de 2 587 individus dragués en rade de Brest. On en trouvera le détail dans le tableau 11. Ces prélèvements mensuels nous ont permis de montrer que la reproduction est active toute l'année, avec un léger fléchissement hivernal (décembre-janvier), et un autre plus discret en juin (figure 34).

La proportion de sexe indéterminable (stade A) chez les adultes ne dépasse jamais 3 %, aussi est-il possible d'établir des pourcentages sexuels valables à toute époque de l'année.

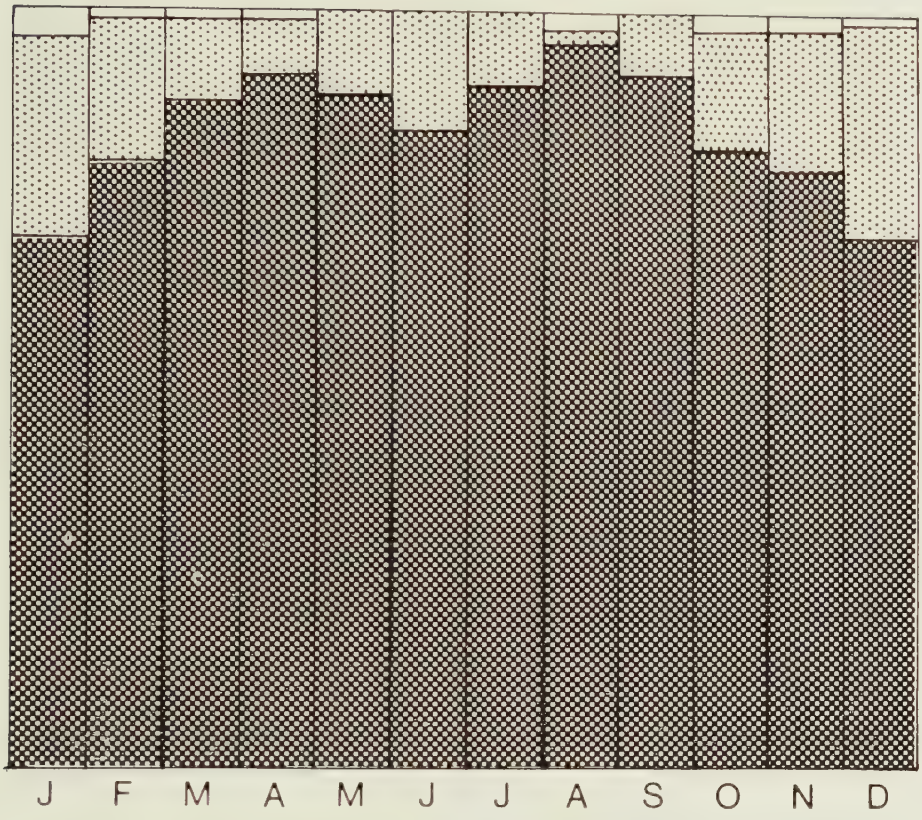

Fig. 34. — *Glycymeris glycymeris*. Cycle de reproduction en rade de Brest, établi sur 2 587 exemplaires récoltés en 1963. En blanc : stade *A*, en grisé clair : stade *B* ; en grisé sombre : stade *C*. La reproduction est active toute l'année avec un léger fléchissement hivernal et un autre, plus discret, en juin.

3. — LES MODALITÉS DE RÉCOLTE.

Nous avons été amené à récolter *Glycymeris* dans deux secteurs différents: la baie de Morlaix, près de la pointe de Primel, et la rade de Brest, dans le chenal de l'Aulne.

a) *Différence entre les populations de Morlaix et de Brest.*

Le peuplement de la baie de Morlaix est caractérisé par son homogénéité. La taille des exemplaires récoltés ne dépasse pas 52 mm. Tous sont vivement colorés de mouchetures rougeâtres ou brunâtres sur fond clair. Cet aspect de coquilles propres est en relation avec le milieu: sable meuble coquillier de la communauté à *Venus fasciata* Da Costa. Cabioch (1961, p. 15) fait remarquer que sur ces fonds de 20 à 40 mètres de la baie de Morlaix, les *Glycymeris* « se rencontrent par places avec une extraordinaire densité ».

En rade de Brest, on constate d'importantes variations de taille puisque les plus gros spécimens dépassent 75 mm. Au cours de la croissance de la coquille on constate d'une part une dyssymétrie de plus en plus marquée, accentuée intérieurement par de profondes impressions musculaires (figure 35), d'autre part le développement d'un feutrage noirâtre de nature périostracale. Ce dernier caractère, particulièrement frappant, fait désigner l'espèce sous le nom de « boules noires » par les pêcheurs et a incité certains systématiciens à distinguer la variété *pilosa* (L.).

Fig. 35. — Spécimens de *Glycymeris glycymeris* de différentes tailles originaires de la rade de Brest. Au cours de la croissance on constate une dyssymétrie de plus en plus marquée et le développement d'un feutrage noirâtre de nature périostracale.

b) *Influence du mode de dragage.*

Emploi de la drague à lame. Cette drague de 60 cm de large, construite sur le type des dragues à Pétoncles, employées en rade de Brest, râcle le fond sans pénétrer dans le sédiment: elle ne récolte donc que les éléments de l'épifaune. Ce type de drague n'a jamais fourni que des gros échantillons (taille minimale 38,5 mm). Les récoltes ont été très abondantes en février-mars 1963, mais par la suite elles s'amenuisèrent tandis qu'augmentait la quantité de coquilles vides.

Emploi de la drague ronde. Construite selon le modèle de Rallier du Baty, cette drague pénètre le sédiment et rapporte les éléments de l'endofaune. Utilisée en rade de Brest en juillet, août et septembre 1963, elle a fourni des échantillons de toutes tailles mais principalement des jeunes individus (immatures à partir de 10 mm ; individus sexués à partir de 21 mm). Par suite de difficultés techniques, les résultats sont demeurés faibles : tout juste 75 exemplaires. La drague Rallier a permis de bien meilleures récoltes dans les sédiments meubles de la baie de Morlaix, le total des captures dans ce secteur s'élevant à 509 exemplaires [1].

En ce qui concerne la rade de Brest, la sélectivité des dragues doit correspondre à un mode de vie différent des gros et petits individus. Les résultats suggèrent que les petits individus (jusqu'à 45-50 mm) demeurent enfouis dans le sédiment. Pour ces animaux à manteau largement ouvert et sans siphons, un tel comportement peut paraître étonnant. Nous l'avons cependant vérifié en aquarium, à Roscoff. Selon Franc (1960, p. 2.046), l'ancrage de l'animal se ferait grâce au pied qui s'étale de la même façon que celui de la Nucule. Au contraire, les gros échantillons de *Glycymeris* vivent à la surface du sol, comme le prouvent les résultats de dragages et certaines observations en plongée. La raison d'une telle différence de comportement ne semble pas avoir été abordée. Encore faudrait-il admettre cette différence de comportement, ce qui n'est pas le cas pour la plupart des auteurs même modernes, qui s'en tiennent à l'un ou à l'autre mode de vie. Ainsi Morton (1958), affirme « *Glycymeris* and *Limopsis* burrow shallowly », tandis que pour Step et Wells (1960) « The animal... lives on surface. It does not burrow ».

4. — ANALYSE DES POURCENTAGES SEXUELS.

a) *Exposé des données.*

Nous devons considérer trois séries de données.

La série de la baie de Morlaix (drague ronde). — Les exemplaires atteignent 52 mm au maximum et la taille moyenne de la population est de 37,2 mm. On constate essentiellement une chute régulière et importante du taux de masculinité (voir tableau 14 et figures 36 et 37). En outre le taux de masculinité global est de 53,8 %.

La série de la rade de Brest obtenue par l'emploi de la drague à lame, février-avril 1963 (tableau 14). — Les exemplaires de moins de 50 mm sont rares et la moyenne de taille de la population est de 59,8 mm. Cette fois le taux global de masculinité est de 41,6 %, et la prédominance des femelles apparaît clairement sur les poly-

(1) Les dragages de la baie de Morlaix ont été effectués à bord du *Pluteus II* de la Station biologique de Roscoff.

Fig. 36. — Taux de masculinité en fonction de la taille chez *Glycymeris glycymeris* de la baie de Morlaix: on constate une chute importante et régulière du taux.

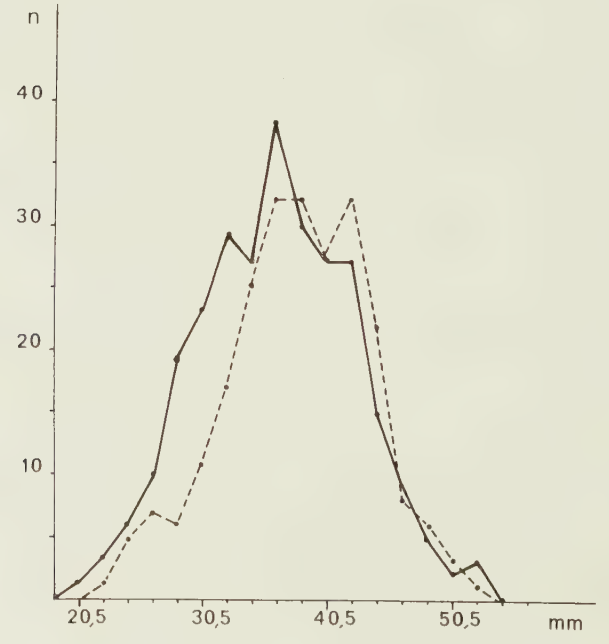

Fig. 37. — *Glycymeris glycymeris*. Polygones de fréquence des mâles (traits continus) et des femelles (en tiretés) établis sur 509 exemplaires de la baie de Morlaix.

gones de fréquence (figure 38). Mais un examen attentif montre que le taux de masculinité se relève légèrement puisqu'il passe de 40 % (classe de 48,5 mm) à 46 % (classe de 70,5 mm). Ce fait peut

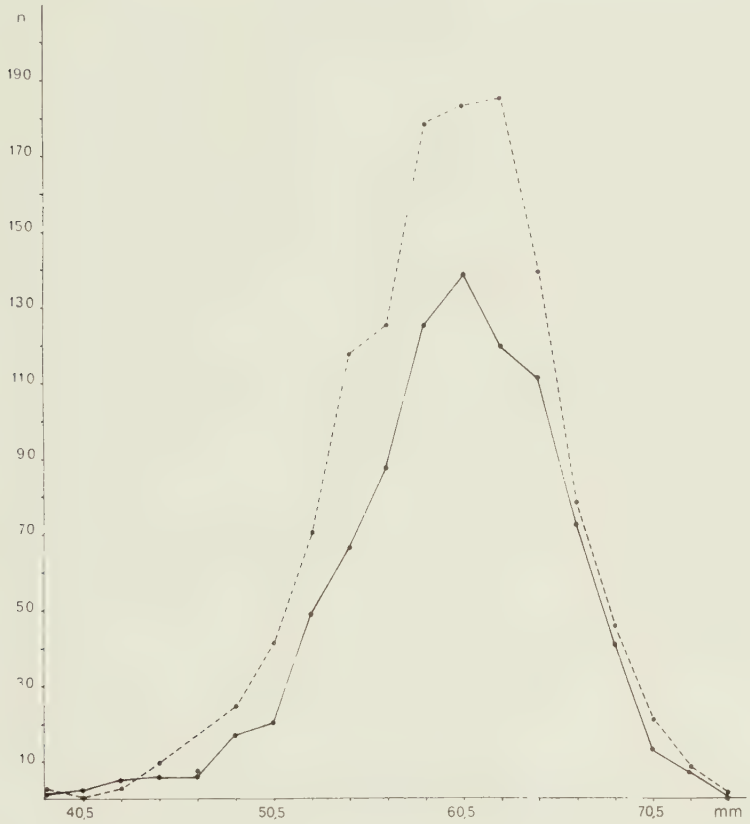

Fig. 38. — *Glycymeris glycymeris*. Polygones de fréquence des mâles (traits continus) et des femelles (en tiretés) établis en février-avril 1963, sur 2 140 exemplaires de la rade de Brest. Dans cette population d'individus âgés, la prépondérance des femelles est manifeste.

s'expliquer soit par une mortalité plus forte chez les femelles, soit par des passages de la phase femelle à la phase mâle pour un petit nombre d'individus. Nous verrons ultérieurement que nous avons de fortes présomptions pour retenir cette dernière explication.

La série de la rade de Brest obtenue par l'emploi des deux types de dragues, mai-septembre 1963. — L'échantillonnage obtenu varie énormément, la taille des spécimens sexués allant de 24 mm à 73 mm. Bien que la série soit faible (280 exemplaires), nous avons tenu à la mentionner, car elle fait la liaison entre les deux séries précédentes (voir tableau 14 et figure 39).

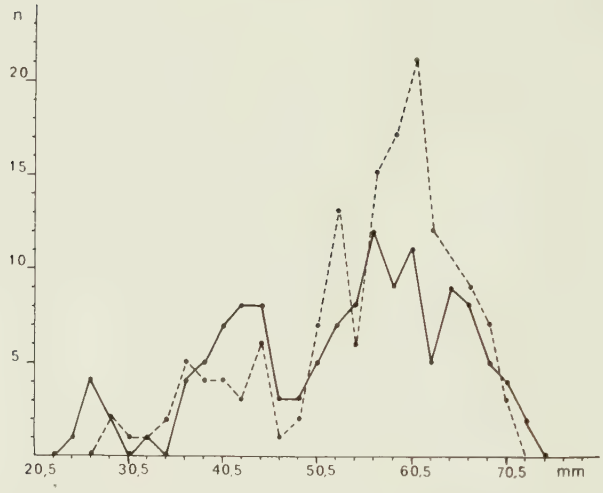

Fig. 39. — *Glycymeris glycymeris*. Polygones de fréquence des mâles (traits continus) et des femelles (en tiretés) établis en mai-septembre 1963, sur 280 exemplaires de la rade de Brest. Dans les classes de faible taille les mâles dominent, ensuite ce sont les femelles.

Les effectifs cumulés des trois séries considérées. — Pour illustrer le fait que dans les populations de faible taille les mâles sont

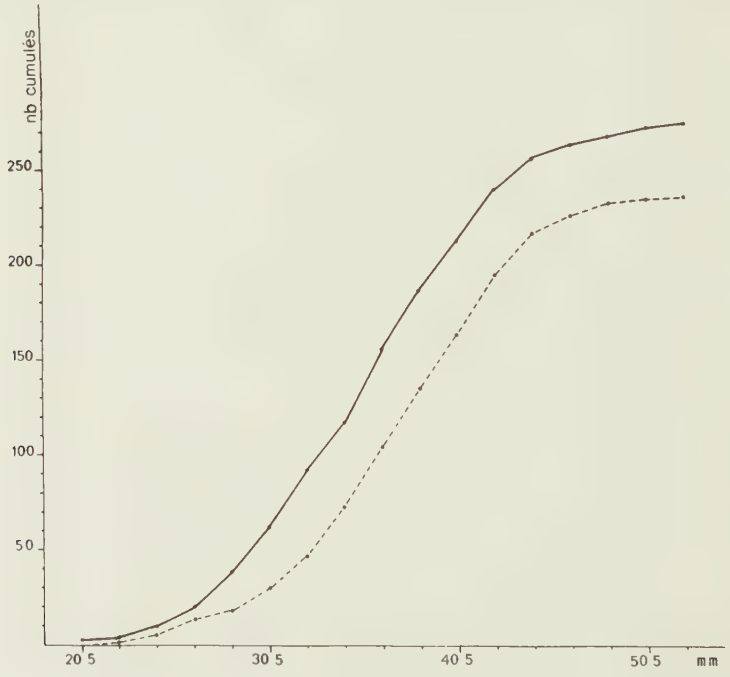

Fig. 40. — *Glycymeris glycymeris*. Baie de Morlaix. Polygones des effectifs cumulés. Dans cette population jeune (taille maximale 52,5 mm) les mâles (traits continus) sont plus nombreux que les femelles (en tiretés).

plus nombreux et que c'est l'inverse dans les populations de taille élevée, nous avons employé une représentation graphique très suggestive, celle des polygones des effectifs cumulés (figures 40-42). On se gardera cependant d'accorder un trop grand crédit à des graphiques : ceux-ci illustrent, ils ne démontrent pas. Seule la critique des résultats par l'analyse statistique permettra d'en juger la valeur.

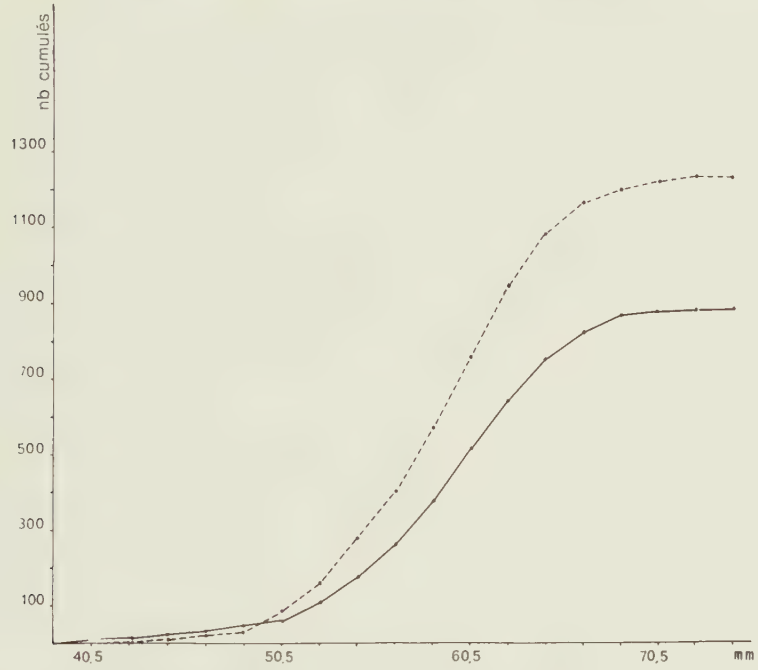

Fig. 41. — *Glycymeris glycymeris*. Rade de Brest, février-avril 1963. Population âgée (le nombre d'individus inférieurs à 50,5 mm est insignifiant) où les femelles (en tiretés) sont plus nombreuses que les mâles (traits continus).

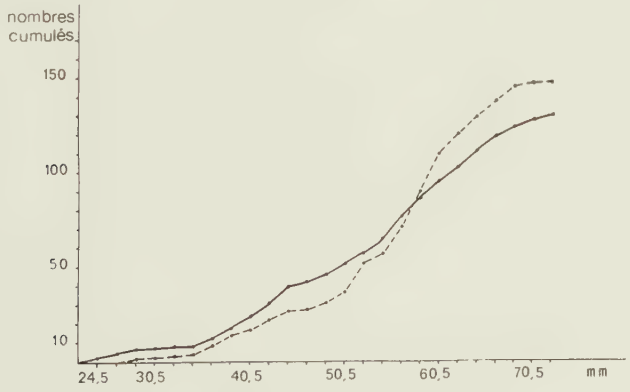

Fig. 42. — *Glycymeris glycymeris*. Rade de Brest, mai-septembre 1963. Population de tailles variées où l'on voit que les mâles (traits continus) sont plus nombreux pour les faibles tailles, tandis qu'ensuite les femelles (en tiretés) dominent.

b) *Interprétation statistique.*

Nous appliquerons, ici, les mêmes procédés et la même nomenclature que pour le cas de *Chlamys varia* (voir p. 158).

LES RECOLTES EN BAIE DE MORLAIX

CARACTERISTIQUES selon la nomenclature de Lison	MALES (Echantillons A)	FEMELLES (Echantillons B)
n	274	235
m	36,4	38,0
S x^2	10 588	7 803
s^2	38,78	33,34
s	6,22	5,77

Différence entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles.

$$m_A - m_B = -2,4$$

Pour une probabilité P = 0,99, nous avons:

$$-2,58 \leqslant t \leqslant 2,58$$

dans le cas de l'hypothèse nulle.

Or dans le cas présent,

$$t = \frac{m_A - m_B}{S^d} = \frac{2,4}{0,348} = -6,89$$

La valeur calculée pour t est extérieure à l'intervalle d'acceptation.

Nous avons donc une probabilité de 99 % pour que la vraie moyenne de tailles des mâles soit différente de la vraie moyenne de tailles des femelles. Autrement dit, *la différence entre la moyenne de tailles des mâles et celles des femelles est hautement significative.*

Différence des pourcentages sexuels par classes de taille.

Seule la différence de pourcentage de valeur 76,0 %, correspondant à la classe 28,5 mm est *significative* (pour une valeur de P = 0,95). Pour les autres classes on ne peut conclure: ceci provient manifestement du nombre relativement faible d'exemplaires étudiés (509).

LES RECOLTES EN FEVRIER-AVRIL 1963, EN RADE DE BREST

CARACTERISTIQUES	MALES (Echantillons A)	FEMELLES (Echantillons B)
n	892	1 248
m	59,9	59,8
S x^2	27 118	36 423
s^2	30,43	29,20
s	5,51	5,40

La différence entre les moyennes de tailles des mâles et des femelles est insignifiante: ce critère ne pourra pas être retenu.

La différence des pourcentages sexuels par classe de taille est, d'après la distribution binomiale, *hautement significative pour les classes de 54,5 à 64,5 mm.*

Conclusion.

L'analyse statistique nous montre que les variations du pourcentage sexuel en fonction de la taille sont hautement significatives pour certaines valeurs. Mais les données sont inégales. En particulier, il eut été souhaitable d'avoir, en rade de Brest, un nombre beaucoup plus important de jeunes. Ce sont de réelles difficultés matérielles qui nous ont empêché de combler cette lacune. Toutefois, comme nous l'avons déjà montré (Lucas, 1964), en utilisant conjointement les résultats obtenus en rade de Brest et en baie de Morlaix, on constate *une importante variation du taux de masculinité,* qui n'est compatible qu'avec l'hypothèse d'un hermaphrodisme successif protandrique.

5. — ETUDE HISTOLOGIQUE DE L'HERMAPHRODISME.

a) *Cas d'hermaphrodisme chez les adultes.*

Au cours de l'examen des glandes génitales des 2 929 exemplaires étudiés, nous avons rencontré six cas d'hermaphrodisme, qui peuvent être classés en trois types.

1er type (figure 43).

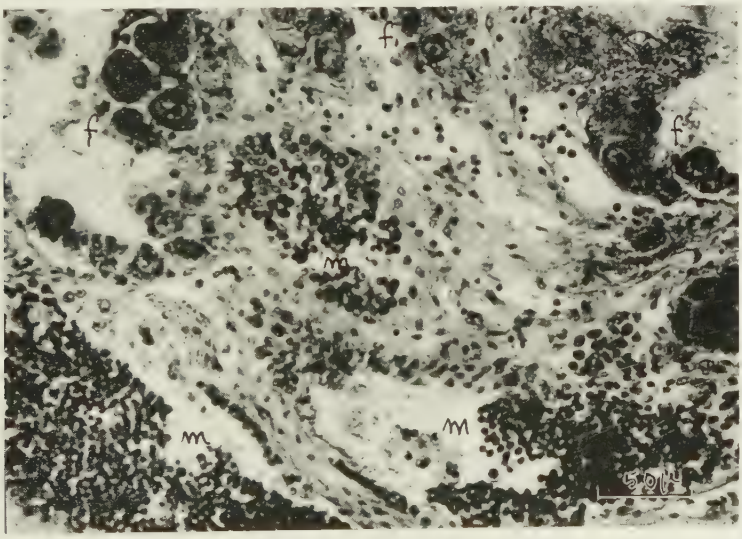

Fig. 43. — Hermaphrodisme chez *Glycymeris glycymeris.* A côté d'acini femelles *(f),* des acini mâles *(m).*

Représenté par un seul exemplaire de 55 mm, récolté par dragage en rade de Brest le 25 avril 1963.

La glande présente des acini mâles et des acini femelles, groupés dans deux secteurs différents mais sans que la limite entre chaque secteur soit bien nette. Dans les acini femelles, on trouve sur les bords des ovocytes en voie d'accroissement, le centre de chaque acinus étant vide. Dans les acini mâles la spermatogenèse est peu avancée et ne dépasse pas le stade des spermatides.

Cette figure histologique peut être interprétée comme un hermaphrodisme constant, en début de gamétogenèse. Il serait plus difficile de trouver une explication faisant intervenir un phénomène d'hermaphrodisme successif, étant donné la maturité semblable des éléments des deux sexes.

2e *type* (figure 44).

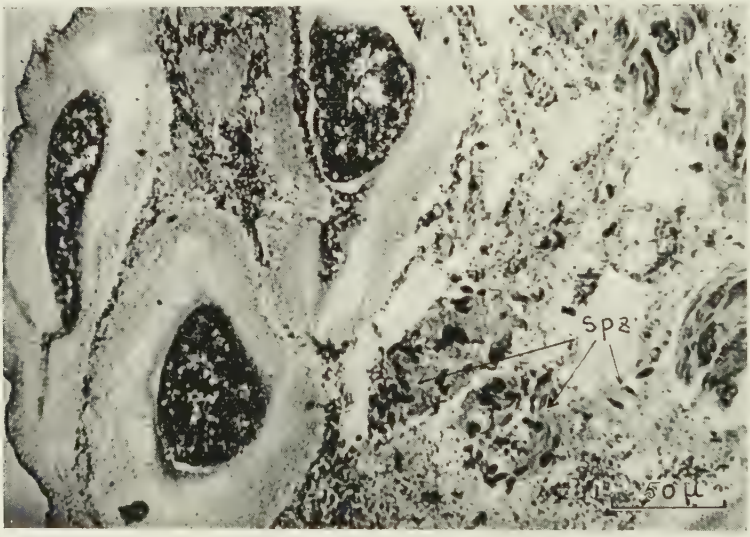

Fig. 44. — Hermaphrodisme chez *Glycymeris glycymeris*. A côté de trois ovocytes mûrs, entourés de leur gangue muqueuse, on distingue quelques spermatozoïdes *(spz)*.

Représenté par deux exemplaires, l'un de 32 mm dragué en baie de Morlaix le 6 juillet 1962, l'autre de 39 mm provenant de la rade de Brest (24 octobre 1961). Nous avons trouvé côte à côte, dans le même acinus des éléments des deux sexes. La phase femelle est uniquement représentée par des ovocytes peu nombreux et de grande taille (100 μ environ). La phase mâle comporte des spermatocytes, des spermatides et surtout des spermatozoïdes. Comme les acini de *Glycymeris* n'ont pas la belle régularité de ceux de *Chlamys varia*, il est difficile de préciser dans quel sens se fait le changement de sexe. Cependant nous inclinons pour un passage de la phase femelle à la phase mâle, à cause de la présence d'ovocytes mûrs.

3e type.

Observé sur trois exemplaires récoltés en rade de Brest en février 1963 et mesurant respectivement 57, 62 et 69 mm. Au centre de chaque acinus on constate la présence d'ovocytes cytolysés dont les débris sont plus ou moins reconnaissables. Il peut subsister des ovocytes indemnes. Sur les bords de l'acinus il y a une spermatogenèse active comportant déjà des spermatozoïdes flagellés. Le passage d'une phase femelle à une phase mâle est évident.

En définitive, nous avons trouvé des figures histologiques concernant, sans aucun doute, le passage de la phase femelle à la phase mâle. D'autres figures n'ont pu être interprétées avec certitude. On peut s'étonner de n'avoir pas trouvé le changement de la phase mâle à la phase femelle, pourtant « prévu » par les calculs statistiques. Ceci s'explique par la qualité des récoltes qui ont surtout porté sur de gros spécimens. Or, pour les classes de tailles supérieures à 50 mm, nous avions vu que le taux de masculinité se relevait légèrement, ce qui nous avait permis de supposer la possibilité de changements de la phase femelle à la phase mâle : nous venons d'acquérir la preuve de la justesse de cette hypothèse, par l'histologie.

b) *Hermaphrodisme juvénile et formation des gonades.*

Nous avons effectué des coupes dans la masse viscérale de treize exemplaires de 10 à 21 mm, récoltés en rade de Brest de juillet à septembre 1963. Pour cinq d'entre eux nous n'avons trouvé que des gonies indifférenciées. Dans ce cas les acini n'étaient pas encore formés. Pour les huit autres nous avons trouvé des éléments sexués et nous avons pu établir les séquences de la formation de la glande génitale.

1. — FORMATION DES GONADES.

Comme nous l'avons déjà vu (p. 148) les premières gonies accompagnées de cellules folliculeuses se localisent dans la région postérieure du corps, notamment sur la face ventrale du péricarde.

A partir de là des cordons se développent dans la région antérieure. Nous avons pu suivre la progression de ces éléments sur l'ensemble de nos coupes, réalisées sur des individus d'âges différents.

Les premiers cordons, comportant des noyaux aplatis, emballés de conjonctif, se développent le long de l'intestin et de là s'immiscent entre les faisceaux de muscles, en suivant très souvent le trajet des nerfs.

Puis ces cordons se creusent, constituant alors des tubules longs et anastomosés, à l'intérieur desquels on distingue des gonies qui, exceptionnellement, entrent en phase d'accroissement. Enfin sur les échantillons de 17 à 21 mm, les tubules, qui sont logés au milieu

des faisceaux musculaires, se renflent, s'arrondissent et commencent à se différencier en acini dans lesquels la gamétogenèse a déjà commencé.

2. — HERMAPHRODISME JUVENILE.

Sur tous les exemplaires présentant des gonies différenciées ou une gamétogenèse en cours, nous avons observé des éléments des deux sexes. Côte à côte, dans les acini en formation ou même dans les tubules, on peut rencontrer des ovocytes en accroissement et tous les éléments de la spermatogenèse. En général il y a peu de spermatozoïdes qui sont dispersés de place en place. Ainsi la spermatogenèse est rapide, mais n'intéresse que peu de cellules: elle est sans ampleur (figure 45).

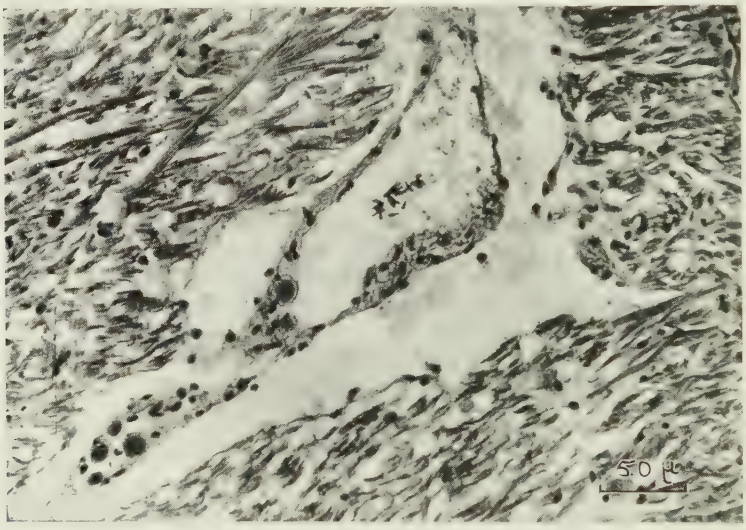

Fig. 45. — Formation de la gonade et hermaphrodisme juvénile chez *Glycymeris glycymeris*. Un tubule, logé entre les faisceaux musculaires, se renfle et s'organise en acinus. Il comporte des spermatozoïdes au centre et des ovocytes sur les bords.

Après ce stade primordial ambisexué, la glande devient peu à peu unisexuée.

Orientation de la glande dans le sens mâle. — Les zones de spermatogenèse se multiplient, ce qui donne dans l'acinus un cercle continu de spermatozoïdes. Les ovocytes dégénèrent par cytolyse.

Orientation de la glande dans le sens femelle. — Les ovocytes se développent et sont de plus en plus nombreux. Ils s'accroissent régulièrement, tandis que les spermatozoïdes sont de plus en plus rares (figure 46). Comment s'opère leur élimination ? Je n'ai pu me

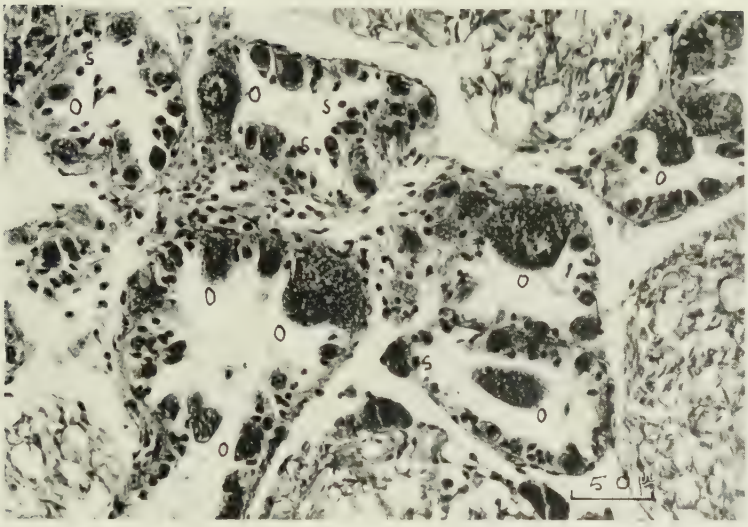

Fig. 46. — Hermaphrodisme juvénile chez *Glycymeris glycymeris*. Acinus mixte se différenciant dans le sens femelle : les spermatocytes *(s)* deviennent rares, tandis que les ovocytes *(o)* se multiplient.

rendre compte si elle avait lieu grâce à une émission par les voies génitales, ou si les spermatozoïdes étaient phagocytés. A partir de 20-22 mm les *Glycymeris* ne semblent plus comporter qu'un seul sexe.

CONCLUSION: *les deux formes d'hermaphrodisme chez* Glycymeris

Nous avons mis en évidence par l'histologie l'existence d'un hermaphrodisme juvénile qui se manifeste lors de la constitution de la glande génitale, chez des individus de 15 à 20 mm. Cette phase ambisexuée semble générale et intéresser la plupart des individus d'une population.

Nous avons par ailleurs montré, par la statistique et l'histologie, l'existence d'un hermaphrodisme successif qui comporte le passage de la phase mâle à la phase femelle et le passage inverse.

CHAPITRE II

ESPECE A HERMAPHRODISME SUCCESSIF DOUTEUX : *VENUS STRIATULA* DA COSTA, 1778

Nous avons récolté *Venus striatula* en baie de Morgat (Finistère) dans la zone de balancement des marées dans la partie ouest de la plage, aux abords du port. Les récoltes, effectuées à la main, n'ont jamais été très abondantes. Elles comprenaient des individus

sortis du sable ou ceux enfouis à une faible profondeur, qui laissaient une trace en surface. En effet, la densité de l'espèce (1 à 2 individus au mètre carré) est insuffisante pour utiliser avec profit le tamisage : nous ne l'avons employé que pour la recherche des jeunes individus de 3 mm à 10 mm. Des tentatives de dragages se sont révélées infructueuses.

De janvier 1963 à mai 1964 nous avons, dans ces conditions, récolté 1 958 adultes sexués, 4 adultes au repos sexuel et 38 jeunes, soit exactement 2 000 exemplaires.

A. — *LA REPRODUCTION CHEZ* VENUS STRIATULA

1. — ETUDE MACROSCOPIQUE DE LA GLANDE GÉNITALE.

La gonade est située au-dessus du pied et s'insinue dans la masse viscérale. Pour en caractériser l'état de maturité, nous avons utilisé les trois stades de l'échelle pratique (p. 131).

Au stade C, on constate que chez le mâle, la glande est colorée en beige et les produits sexuels sont blanchâtres et visqueux ; chez la femelle la glande est blanche, les produits blancs et granuleux. Ces différences infimes ne se voient, sans ambiguité, que sur les exemplaires bien mûrs. En vérité, la vérification au microscope est presque toujours nécessaire.

2. — LA GAMÉTOGENÈSE.

La gonade est une glande acineuse composée, à acini généralement unisexués.

a) *Spermatogenèse.* — RETZIUS (1904) a représenté le spermatozoïde de l'espèce (*ibid.*, pl. IX, fig. 1-5). La tête est triangulaire, légèrement incurvée d'un côté et surmontée d'un court acrosome. La pièce intermédiaire comporte quatre sphères mitochondriales. Nous avons vérifié cette morphologie et procédé à des mensurations pour les différents stades de la spermatogenèse, qui ne diffèrent pas des exemples précédemment étudiés : noyaux des cellules-mères de gonies : 7,5 μ ; noyaux des spermatogonies : 6 μ ; noyaux des spermatocytes : 4 μ ; tête de spermatozoïde : 4 μ ; pièce intermédiaire du spermatozoïde : 0,8 μ.

b) *Ovogenèse.* — On y distingue les séquences déjà décrites de la prévitellogenèse et de la vitellogenèse. Aussi limiterons-nous nos descriptions à deux cas :

1° Ovocyte prévitellogénique. Taille de la cellule 12 μ, noyau de 9 μ à chromatine surtout périphérique, un gros nucléole central de 2 μ de diamètre.

2° Ovocyte libre. Cellule de 60 µ environ, à noyau de 35 µ où la chromatine se répartit inégalement d'une part en une masse centrale, située le plus souvent près du nucléole, d'autre part en trois ou quatre amas périphériques. Le nucléole, très colorable, a 5 µ de diamètre (figure 47).

Fig. 47. — Ovogenèse chez *Venus striatula* : ovocytes libres. Remarquer les noyaux clairs où la chromatine se répartit en une masse centrale, près du nucléole, et en quatre ou cinq masses périphériques.

3. — LE CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION.

A Morgat, la période de reproduction dure toute l'année avec une remarquable régularité. Les glandes qui ne sont pas au stade C sont peu fréquentes et celles dont le sexe est indéterminable sont extrêmement rares (0,2 %). Ce cycle rappelle beaucoup celui de *Glycymeris glycymeris*, établi en rade de Brest (voir p. 187).

En Ecosse (Station de Millport, ANSELL (1961, a, p. 194) estime que la ponte n'a lieu en avril que lorsque l'eau de mer atteint la température de 9° C. A Morgat où la température ne descend guère au-dessous de 9° C qu'en janvier, il est vraisemblable qu'à l'exception de ce mois les émissions de gamètes puissent avoir lieu toute l'année.

B. — *LA SEXUALITE DE* VENUS STRIATULA

1. — TRAVAUX ANTÉRIEURS.

Récemment, la sexualité de *Venus striatula* a été étudiée par ANSELL (1961, b), qui a découvert chez cette espèce une différencia-

tion mixte des initiales germinales (primary gonad) dans la région péricardique, chez des individus postlarvaires de 2 à 4 mm.

Mais l'auteur insiste sur la prédominance mâle et sur l'existence de spermatozoïdes qu'il pense, sans preuves, être fonctionnels ; aussi écrit-il: « the primary gonad is hermaphrodite, and protandry occurs ». Quant à la glande définitive, ANSELL la considère comme unisexuée avec égalité des sexes: « Of the 765 animals examined... 388 were females and 377 males... Sex-ratio remains the same at all ages. No hermaphrodite adults were found ».

2. — L'HERMAPHRODISME POSTLARVAIRE ET JUVÉNILE.

Nous avons entrepris l'étude histologique des éléments sexuels sur des jeunes individus, de 3 à 10 mm, et nous y avons examiné non seulement les initiales germinales, mais aussi la gonade définitive *au moment de son organogenèse.*

a) *Les initiales germinales.* Nous n'avons pu disposer que de deux échantillons de 3 mm sur lesquels nous avons vérifié l'existence d'initiales germinales bisexuées dans la région péricardique, comme l'a indiqué ANSELL.

Les éléments sexuels nous sont apparus groupés en amas plus ou moins réguliers au milieu d'un tissu conjonctif lâche. Nous n'avons vu ni acini véritables, ni canalicules: on ne peut donc parler de « gonade » ou « glande » primordiale, étant donné l'état d'inorganisation des cellules sexuelles.

Cependant, sur des échantillons de 2 à 2,5 mm, ANSELL a décrit des « follicles », sans toutefois signaler des canalicules. Les éléments sexuels que nous avons reconnus sont, outre de nombreuses gonies, des spermatocytes, des spermatides et des têtes de spermatozoïdes (nous n'avons jamais vu de flagelles), des ovocytes prévitellogéniques ou en début de vitellogenèse (taille maximale observée: 15 μ).

ANSELL (1961, b, p. 245), a trouvé les mêmes éléments, mais la spermatogenèse est abondante, si bien que les glandes « have strong male appearance ». La description des éléments femelles n'est pas claire. Le texte parle d' « ovogonia (diameter 9-10 μ) » tandis que la légende du dessin mentionne « ovocyte ». De plus, en appliquant l'échelle du dessin, ces ovocytes n'auraient que 7-8 μ. Sur ces points de détail nous nous trouvons donc en désaccord avec ANSELL.

b) *L'ébauche de glande définitive.* Son étude n'a pas été faite par ANSELL. La glande commence à s'organiser autour de l'intestin, à la sortie de l'hépato-pancréas. Les acini qui se forment sont généralement étroits et allongés, bordés de nombreuses gonies et des éléments des lignées mâle et femelle: spermatocytes et spermatozoïdes localement abondants d'une part, ovocytes de faible taille (10 μ environ), d'autre part (figure 48).

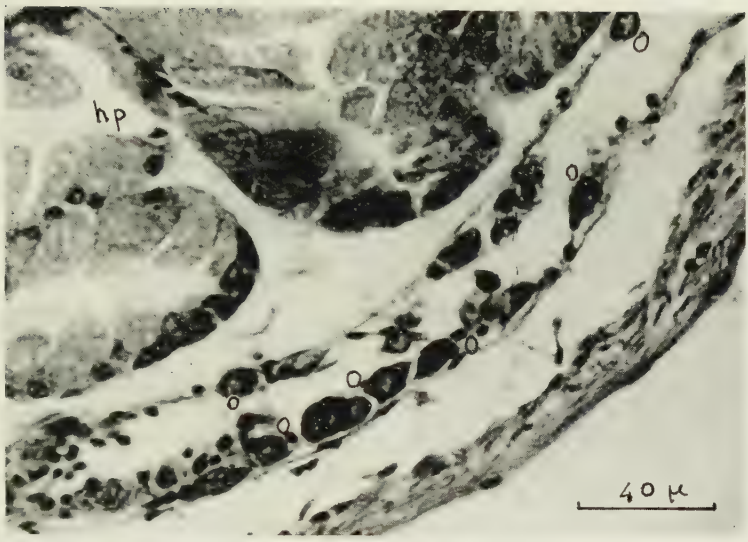

Fig. 48. — Hermaphrodisme juvénile chez *Venus striatula*. Un jeune acinus se développe le long de l'hépato-pancréas *(hp)*. On y reconnaît des spermatocytes et spermatozoïdes en bas, à gauche des ovocytes *(o)*.

Nous ne savons pas si cette seconde phase ambisexuelle est générale. Voici le résultat de nos investigations :

TAILLE des individus en mm	NOMBRE D'INDIVIDUS DONT LA GLANDE COMPORTE		
	des acini ☿	des acini ♂	des acini ♀
4	1	0	0
5	6	0	0
7	1	0	1
8	1	5	2
9	1	2	1
10	0	2	2

De plus, sur certains échantillons *adultes mâles*, nous avons trouvé, contre la paroi des acini, des ovocytes isolés ou parfois groupés en petits nombres, toujours au stade de la prévitellogenèse.

On peut interpréter la présence de ces ovocytes soit comme l'annonce d'une future phase femelle en préparation (il s'agirait alors d'hermaphrodisme successif), soit comme le reliquat de la phase ambisexuelle initiale.

3. — LES POURCENTAGES SEXUELS (FIG. 49).

Les données, ordonnées par classes millimétriques, sont rassemblées dans le tableau 15. De plus, comme nous avons constaté de

Fig. 49. — *Venus striatula*. Polygones de fréquence des mâles (traits continus) et des femelles (en tiretés), établis sur 1 958 exemplaires récoltés à Morgat (Finistère). A partir de la classe 24 mm, il existe une légère prédominance mâle, qui se remarque sur le graphique.

notables différences dans le taux de masculinité, selon l'époque de la récolte, nous avons été conduit à grouper les résultats trimestre par trimestre.

a) *Variations du taux de masculinité par classes de tailles.*

Sur le tableau nous constatons que le taux de masculinité est très variable. D'abord supérieur à 50 % (des classes 13 à 15 mm), il oscille ensuite de part et d'autre des 50 %, puis à partir de la classe 24 mm redevient supérieur à 50 %. Ses valeurs (62,2 et 73,9) sont même *hautement significatives* pour les classes 25 mm et 27 mm (application de la loi binomiale, P = 0,99).

Cette variabilité du taux de masculinité est difficilement interprétable dans le sens d'un hermaphrodisme successif. En outre, la moyenne de tailles des mâles est de 21,81 mm, celle des femelles de 21,29 mm ; leur différence (0,5 mm) est extrêmement faible et non significative, ce qui nous conduit encore à rejeter l'interprétation d'un hermaphrodisme successif.

b) *Variations du taux de masculinité par saisons.*

La lecture du tableau 15 nous montre que le taux de masculinité est de 55,3 % et 53,0 % au printemps et en automne, et seulement de 49,8 % et 46,1 % en hiver et en été. Mais si les 55,3 % du printemps, qui portent sur 1 053 exemplaires, sont *hautement significatifs* (distribution binomiale à 50 %, pour P = 0,99), les autres pourcentages, établis à l'aide de récoltes plus faibles, ne sont pas significatifs. Cette variation saisonnière demande donc à être confirmée sur des nombres plus grands.

Toutefois, nous pouvons tirer une conséquence de cette variation saisonnière des pourcentages sexuels. C'est que le taux global annuel devient voisin de 50 % lorsque les récoltes sont régulièrement faites au cours de l'année. Aussi le taux global de 52,9 % que nous avons trouvé est-il purement fortuit et influencé par des récoltes nombreuses en avril-mai.

CONCLUSION

Au sujet de *Venus striatula* nous pouvons considérer comme acquis :

a) L'ambisexualité des initiales germinales de la région péricardique, découverte par Ansell (1961) et confirmée par nous.

b) L'ambisexualité dans l'ébauche de glande définitive. Ce second type d'ambisexualité semble concerner la majorité des individus d'une population (Morgat).

c) L'existence d'un hermaphrodisme rudimentaire chez certains mâles adultes.

Quant à l'interprétation des faits dans le sens d'un hermaphrodisme successif, elle nous semble hasardeuse.

A cette fin, Ansell se réfère aux travaux de Loosanoff (1937) sur *Mercenaria mercenaria.* Cette espèce a été considérée par Coe (1942) comme le type de la « sexualité consécutive », mais Bacci (1951) estime qu'il s'agit d' « intersexualité ». L'interprétation des phénomènes sexuels de *Mercenaria mercenaria* est donc discutable.

Pour assimiler le cas de *Venus striatula* à celui de *Mercenaria mercenaria,* Ansell a négligé l'aspect ambisexuel des initiales et insisté sur la prépondérance mâle ce qui l'a conduit à parler d'une « phase mâle ». Nous ne sommes pas d'accord avec cette façon de voir. A notre avis l'état ambisexuel des initiales germinales est équilibré et non fonctionnel pour les deux sexes. Il n'y a aucun moyen d'évacuation des gamètes et ceux-ci selon nous, avortent avant maturation complète. L'ambisexualité juvénile nous apparaît donc comme fugace et nous ne l'interprétons pas comme un cas d'hermaphrodisme successif, au sens précis de l'expression.

En outre, le doute subsiste au sujet des phénomènes sexuels qui se manifestent chez l'adulte. En définitive, le cas de *Venus striatula* semble très complexe et différent de ce que nous avons rencontré chez *Chlamys varia* ou *Glycymeris glycymeris:* c'est la raison pour laquelle nous le classons à part.

CHAPITRE III

ESPECES SANS HERMAPHRODISME SUCCESSIF

A. — SCROBICULARIA PLANA *(DA COSTA), 1778*

1. — LES DONNÉES DE LA LITTÉRATURE.

En 1854, LACAZE-DUTHIERS cite l'espèce *Scrobicularia plana* (Da Costa) sous le nom de *Trigonella piperata* Desh. parmi les « Acéphales dioïques ».

En 1926, PELSENEER, tout en considérant *Scrobicularia plana* comme gonochorique, signale (p. 37) que « 540 individus ont été récoltés, dont 324 femelles, soit 59,25 % de ceux-ci ». Ce résultat, obtenu à Ambleteuse (Nord), est inattendu et laisse planer un doute sur le gonochorisme authentique de l'espèce.

En 1956, M.-L. PAES DA FRANCA, étudiant les Scrobiculaires du Tage près de Lisbonne, trouve (p. 116) que: « l'hermaphrodisme est assez fréquent chez cette espèce. Des individus à deux types de gamètes ont été observés pendant toute l'année. La plus grande fréquence d'individus hermaphrodites est en rapport avec les périodes de plus grande activité sexuelle ». Les pourcentages d'hermaphrodisme cités varient de 2,3 % à 4,4 %, ce qui est bien supérieur à ceux de *Chlamys varia.*

Cette publication mettait en cause le gonochorisme précédemment admis et une étude rigoureuse de la sexualité des Scrobiculaires s'imposait. C'est pour ces raisons que nous en avons entrepris l'étude, d'autant plus que l'auteur nous avait fait savoir (*in* litt.) qu'elle n'avait pas donné suite à ses recherches sur les Scrobiculaires.

2. — LA GLANDE GÉNITALE.

La gonade, peu apparente extérieurement, est située dans la partie supérieure du pied. Cependant, en pleine maturité, on peut établir des distinctions macroscopiques entre mâles et femelles de la façon suivante:

— Sexe mâle: les groupes d'acini en grappes, sont visibles à l'œil nu ; ils apparaissent comme des granulations nettes, sous l'épiderme ou en section. La couleur en est jaunâtre, rarement blanche.

— Sexe femelle: les acini ne se distinguent plus, aussi la glande a-t-elle un aspect plus homogène à travers l'épiderme. En section elle a l'aspect d'une mousse très fine. La couleur en est blanchâtre, rarement jaunâtre.

Comme on le voit, ce ne sont là que des caractères approchés et trop incertains pour qu'on puisse se passer d'un examen microscopique, auquel, personnellement, nous avons toujours eu recours.

Pour distinguer les stades de maturité, nous avons employé l'échelle pratique, précédemment décrite. Mais il convient de donner quelques précisions à propos du stade C. Les glandes sont alors gonflées, d'aspect blanchâtre homogène chez les femelles, et jaunâtre granuleux chez les mâles. Mais si l'on sectionne la glande *les produits génitaux ne s'écoulent pas.* Les spermatozoïdes restent généralement dans les acini et ne constituent jamais un liquide visqueux, mais plutôt une masse gélatineuse. Les ovocytes crèvent difficilement et sont très adhérents. Tous ces caractères expliquent que, même en pleine maturité, les produits génitaux suintent à peine.

Une conséquence importante de la consistance des gamètes, c'est qu'en ouvrant des Scrobiculaires on doit prendre le plus grand soin pour essuyer les instruments, en passant d'un animal à l'autre, sinon on risque, par suite du transport des gamètes, de croire à l'existence d'hermaphrodites. Par exemple: ovules étrangers bien conservés parmi le sperme d'un mâle. Cette précaution est bien entendu valable pour toute espèce, mais particulièrement impérative pour *Scrobicularia plana.*

3. — LA GAMÉTOGENÈSE.

a) *La spermatogenèse* (figure 50).

M.-L. PAES DA FRANCA a signalé que, dans les acini, les spermatozoïdes restent agglomérés par leur tête (*ibid,* p. 110): « Grupos de espermatozoïdes unidos pelas cabeças ».

Nous pouvons confirmer ce fait, qui rapproche la spermatogenèse de *Scrobicularia plana,* de celle d'*Astarte sulcata* Da Costa décrite par FRANZEN (1956, p. 433) et apporter des précisions à ce sujet.

Lorsque la coupe passe par le milieu d'un groupe de spermatozoïdes, on constate que ceux-ci sont placés autour d'une cellule nourricière, où ils forment un arc de cercle d'environ 180°, mais parfois bien plus grand. On compte généralement une cinquantaine de spermatozoïdes autour d'une telle cellule.

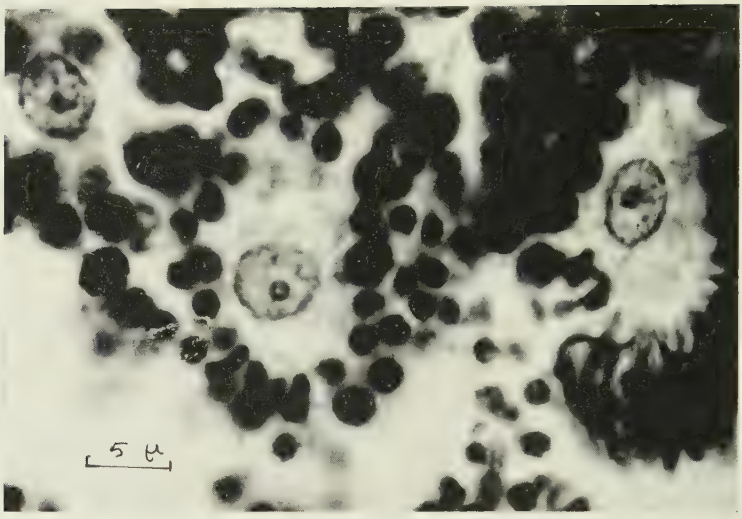

Fig. 50. — Spermiogenèse chez *Scrobicularia plana*. Autour des cellules nourricières, dont les noyaux pourvus d'un nucléole sont nettement visibles, les spermatides se disposent en arc de cercle.

Les cellules nourricières, auxquelles FRANZEN donne le nom de *cytophore*, sont d'autant plus faciles à repérer que la spermiogenèse est peu avancée. Elles ont des dimensions assez constantes: de 15 à 20 μ de diamètre, avec un noyau de 6 μ pourvu d'un nucléole bien visible. Nous pensons que c'est dans la paroi de l'acinus qu'il faut rechercher leur origine. En effet, sur les préparations, on les voit non seulement dans la zone de spermiogenèse, mais aussi parmi les spermatocytes, parfois très près de la paroi de l'acinus.

Les dimensions moyennes que nous avons relevées pour les éléments de la spermatogenèse sont: noyau de spermatogonie: 4 μ; noyau de spermatocyte I: 4 μ; noyau de spermatocyte II: 2,5 μ; noyau de spermatide: 2 μ; tête de spermatozoïde mûr: 1 μ $\times$ 14 μ.

b) *Ovogenèse.*

Les ovocytes mûrs de *Scrobicularia plana* présentent un aspect particulier, car ils sont entourés d'une épaisse coque gélatineuse (de l'ordre de 12 μ). Toutefois l'ovogenèse est dans son ensemble très comparable à celle des autres Lamellibranches. Nous avons noté les dimensions moyennes suivantes, sur des exemplaires du Conquet (Finistère):

Ovocyte au stade de prévitellogenèse: cellule 15 μ; noyau 9 μ.

Vitellogenèse — ovocyte adhérent: cellule 30 μ; noyau 15 μ; ovocyte pédonculé: cellule 80 $\times$ 36 μ; noyau 25 μ; ovocyte libre: cellule 58 μ; noyau 30 μ; nucléole 5 μ.

Signalons que M.-L. Paes Da Franca a calculé pour les ovocytes mûrs une taille moyenne de 57 μ.

4. — LE CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION.

Nous avons étudié *Scrobicularia plana* dans l'arrière-port du Conquet (Nord-Finistère), constitué par un large aber où se développent de vastes espaces de sable et vase à dessalure plus ou moins prononcée.

Dans le biotope que nous avons choisi — un bras de rivière abandonné à sédiments sablo-vaseux peu compacts, avec en surface des ripple-marks et des tortillons d'Arénicoles — c'est *Scrobicularia plana* l'espèce dominante. Nous avons jugé utile de préciser par quelques données concrètes les caractéristiques de ce biotope homogène. Le tamisage d'un quadrat d'un mètre carré nous a donné les résultats suivants (8 mai 1963):

Espèce	Nombre d'individus	Poids (en grammes)
Scrobicularia plana (Da Costa)	113	744
Cardium edule L.	11	24
Abra tenuis (Montagu)	120	4
Arenicola marina (L.)	4	12
Nereis diversicolor O.F. Müller	8	6

La saison de reproduction de l'espèce, dans cette station, est bien marquée d'avril à septembre, avec maximum en juin-juillet et repos sexuel total d'octobre à février. Ce cycle de reproduction a été établi sur 1 440 observations. On en trouvera le détail dans le tableau 12, et la représentation graphique dans la figure 51.

Ces résultats correspondent à ceux de M.-V. Lebour (1938) qui note pour l'espèce « breeding in summer » à Plymouth. Ils sont nettement différents de ceux obtenus par M.-L. Paes Da Franca (1956) dans l'estuaire du Tage où toute l'année — sauf en décembre — on peut trouver des individus sexués et où « le plus grand nombre d'exemplaires mûrs, mâles et femelles a été trouvé de mars à avril et de juin à septembre. A chacune de ces périodes une ponte a eu lieu » (*ibid.*, p. 115-116).

5. — LES POURCENTAGES SEXUELS (SEX-RATIO).

En août 1962 et juin 1963, nous établissions les pourcentages sexuels de populations de Scrobiculaires en Bretagne et nous aboutissions à des résultats différents de ceux de M.-L. Paes Da Franca. D'une part sur les 960 exemplaires examinés nous ne trouvions *aucun hermaphrodite ;* enfin, les taux de masculinité observés (48,05 et 48,62) étaient très proches de la moyenne et surtout ils ne variaient

Fig. 51. — Cycle annuel de reproduction chez *Scrobicularia plana*. Le Conquet (Finistère). Année 1963. Pourcentages établis sur 1 343 observations. En blanc : stade *A ;* en grisé clair : stade *B ;* en grisé sombre : stade *C*. La reproduction a lieu d'avril à septembre avec maximum très net en juin-juillet.

pas d'une classe de taille à une autre, ce qui excluait toute interprétation en faveur de l'hermaphrodisme successif.

Ces faits nous ont suggéré une différence de comportement entre les populations de Bretagne et du Portugal. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons étudié, au cours de l'été 1963, des populations de Scrobiculaires tant en Espagne qu'au Portugal. Mais, contrairement à notre attente, sur 2 225 exemplaires examinés dans ces régions, *nous n'y avons pas trouvé d'hermaphrodite.* De plus, les résultats de pourcentages sexuels étaient très comparables à ceux de Bretagne: taux de masculinité variant de 47,44 à 49,89. Le tableau 16 donne l'ensemble des résultats de sex-ratio, obtenus en Bretagne, Espagne, Portugal. Les polygones de fréquence de la figure 52 correspondent aux effectifs de l'ensemble des régions prospectées: on voit que la similitude quasi-parfaite entre les polygones des séries mâles et femelles, indique *une très grande stabilité des pourcentages sexuels par classes de taille.*

Fig. 52. — *Scrobicularia plana*. Polygones de fréquence établis sur 3 135 exemplaires récoltés en Bretagne, Espagne, Portugal. Le polygone des mâles (traits continus) et celui des femelles (en tiretés) sont à peu près identiques, ce qui illustre le gonochorisme de l'espèce.

Cependant, nous avons constaté, d'une population à une autre, des différences très significatives de leurs moyennes de tailles. Le tableau ci-dessous nous en donne les valeurs (ainsi que celles du taux de masculinité).

LIEU	TAUX de masculinité	MOYENNES de taille ♂	MOYENNES de taille ♀
PLOUGOULM (Nord-Finistère)	48,05	34,81	34,59
LE CONQUET (Nord-Finistère)	48,62	39,46	39,44
ORIO (SAN SEBASTIAN, Espagne)	47,44	29,87	30,19
COMILLAS (SANTANDER, Espagne)	49,89	31,21	31,86
LA CORUNA (Espagne)	49,66	27,48	28,06
CAMINHA (Portugal)	49,60	38,77	38,59
FIGUEIRA DA FOZ (Portugal)	48,88	31,35	31,23

Nota: Les stations en italique ont un sédiment vaseux.

Commentaire.

1° Pour une population donnée il n'y a pas de différences notables, quant à la taille, entre mâles et femelles.

2° Le taux de masculinité oscille très peu autour d'une valeur moyenne (48,87). Il n'est pas influencé par les conditions écologiques ou géographiques.

3° La moyenne de taille des échantillons varie notablement d'une population à une autre. La cause n'en est nullement géographique, mais bien écologique. En effet, à Orio, Comillas, La Coruna, Figueira da Foz, où les sédiments sont vaseux, les populations ont une petite taille, voisine de 30 mm, tandis que dans les sédiments sableux ou sablo-vaseux, la taille moyenne dépasse 34,5 mm. Les polygones de fréquence des populations de Caminha (Portugal) et de Figueira da Foz (Portugal), très proches géographiquement, mais très différentes écologiquement, nous donnent une excellente illustration de ce phénomène (figure 53).

Conclusion. — Après une étude portant sur 3 186 échantillons récoltés en Bretagne, Espagne et Portugal, nous croyons pouvoir conclure de la façon suivante :

1° Il n'y a pas une proportion *notable* d'hermaphrodites : nous n'en avons trouvé aucun. Cela ne veut pas dire qu'il n'y en ait jamais, mais que la proportion en est si faible qu'ils devraient être considérés comme des hermaphrodites exceptionnels. Ceci est en contradiction avec le travail de M.-L. Paes Da Franca. Comment expliquer cette importante différence ? Peut-être dans le fait que toutes les précautions nécessaires pour les prélèvements n'auraient pas été prises par l'auteur portugais. C'est ce que suggère l'unique photographie de gonade « hermaphrodite » de l'article qui montre, auprès

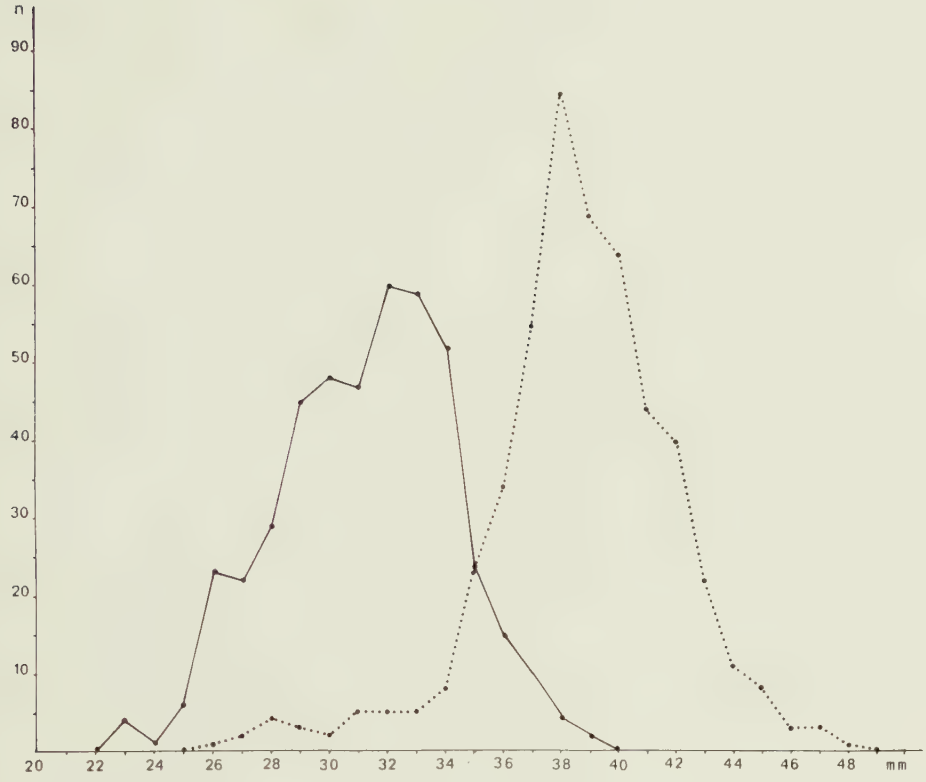

Fig. 53. — Influence de l'écologie sur la taille *Scrobicularia plana*. La population de Figueira da Foz (Portugal), vivant en biotope vaseux (polygone en trait plein) a une taille moyenne notablement plus faible que celle de Caminha (Portugal), vivant en biotope sableux (polygone en pointillé).

d'acini mâles, un ovocyte dont la présence semble résulter d'une manipulation défectueuse. De toutes façons l'auteur n'a pas décrit l'histologie de cet hermaphrodisme: il est donc difficile d'en tenir compte.

2° Il existe un nombre de femelles légèrement supérieur au nombre de mâles: en moyenne, 51,32 % de femelles. Cette constatation semble générale. Déjà, PELSENEER trouvait 59 % de femelles à Ambleteuse et M.-L. PAES DA FRANCA écrit aussi (*ibid.*, p. 115) « le nombre de femelles était supérieur à celui des mâles pendant l'été ».

3° Il nous semble impossible de classer *Scrobicularia plana* parmi les hermaphrodites successifs. En tenant compte du fait que les différentes classes de taille, donc d'âge, ont un pourcentage sexuel identique, et que les moyennes de taille des mâles et des femelles d'une population donnée sont équivalentes, nous inclinons

à penser que *Scrobicularia plana* est un *gonochorique véritable.* Certes il y a légèrement plus de femelles que de mâles, mais c'est là un phénomène fréquent chez les Bivalves, au sujet duquel FRANC (1960, p. 2 040) écrit: « A l'état adulte les deux sexes sont rarement en proportion égale, le sexe femelle étant le sexe dominant ».

B. — DONAX TRUNCULUS *LINNE, 1758*

Notre attention a été attirée sur les *Donax* à propos d'une constatation de PELSENEER (1926, p. 36) qui écrit, au sujet de *Donax vittatus* (Da Costa): « Les mâles sont en plus grand nombre dans les stades jeunes qu'à l'état tout à fait adulte ». Nous n'avons pu collecter suffisamment de *Donax vittatus,* par contre nous avons obtenu en abondance des exemplaires d'une espèce très voisine: *Donax trunculus.*

1. — PRÉCISIONS SUR L'ESPÈCE.

Il nous paraît nécessaire d'indiquer les caractères qui distinguent les deux espèces *D. vittatus* et *D. trunculus,* car celles-ci ont été très souvent confondues. Signalons, en particulier, que PELSENEER a désigné les exemplaires récoltés dans le Boulonnais en 1895 et en 1906 sous le nom de *D. trunculus* et plus tard, en 1926, sous le nom de *D. vittatus.* De plus, l'une et l'autre espèce ont été désignées sous le nom de *D. anatinus* Lmk, ce qui aggrave la confusion.

D. trunculus a le test tout à fait lisse et ne possède pas de crénelures internes sur le bord postérieur des valves. L'espèce est commune en Méditerranée et dans le Golfe de Gascogne, jusqu'en Bretagne, remontant occasionnellement au sud de l'Angleterre.

Les valves de *D. vittatus* ont extérieurement des stries concentriques fines dans la région postérieure et, intérieurement, le bord postérieur est crénelé. Espèce boréale, elle devient rare au sud de la Bretagne.

Les deux espèces se trouvent à Morgat (Finistère), mais *D. trunculus* est abondant sur l'ensemble de la plage, tandis que *D. vittatus* se localise dans le port.

2. — LA GLANDE GÉNITALE ET LE CYCLE DE REPRODUCTION.

La glande génitale, située au-dessus du pied, n'est accessible qu'en sacrifiant l'animal. Nous avons considéré trois stades de maturité de la gonade, selon les normes de l'échelle pratique (voir p. 131). Au stade C, les mâles ont une glande blanche ou jaunâtre à produits sexuels blancs et visqueux ; les femelles ont une glande d'un bleu intense à produits sexuels bleus et granuleux, mais la coloration devient rouge amarante ou même rose chez les femelles parasitées par des Cercaires.

Le cycle de reproduction a été étudié à Morgat. La saison de reproduction est relativement courte, avec maturité maximale en mai-juin. L'aspect du cycle rappelle celui de *Scrobicularia plana* (voir fig. 51).

La glande génitale peut héberger deux espèces de Cercaires selon PELSENEER (1896, p. 357): *Bucephalus haimeanus* Lacaze-Duthiers et *Cercaria pectinata* Huet. Pour notre part nous avons toujours rencontré *Cercaria pectinata:* la figure 54 en montre des sporocystes à l'intérieur d'une gonade femelle.

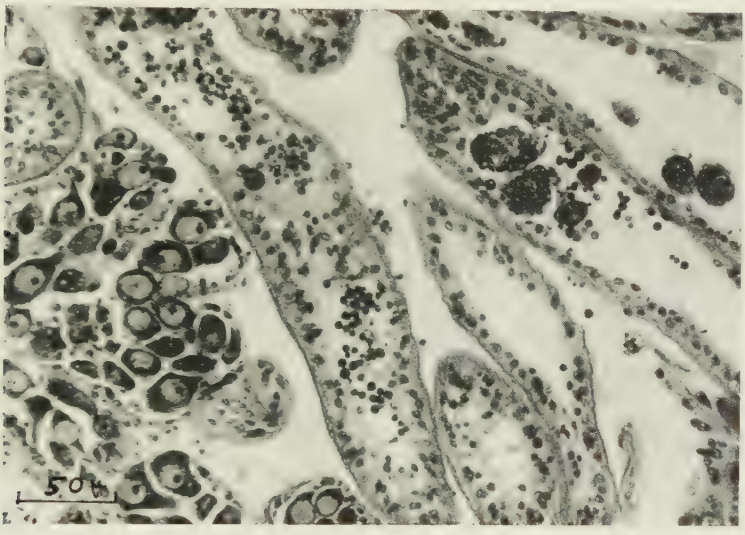

Fig. 54. — Gonade femelle de *Donax trunculus* envahie par des sporocystes de *Cercaria pectinata*.

3. — LES POURCENTAGES SEXUELS.

Tous les exemplaires (1 310) ont été récoltés à Morgat. Un premier lot le 7 mai 1963, un second le 8 mai 1964. Sur l'ensemble il y avait 627 femelles et 683 mâles, soit un taux de masculinité de 52,1 %. Nous n'avons trouvé aucun hermaphrodite.

Nous avons effectué nos prélèvements dans la zone de balancement des marées à B.M.M.V.E. aux endroits de densité maximale de l'espèce (700 à 800 individus par mètre carré) où elle n'est concurrencée par aucun autre Lamellibranche. Dans ce secteur la population est très homogène, elle ne comporte que des adultes, les jeunes étant localisés en d'autres endroits de la plage.

L'étude des pourcentages sexuels et leur répartition en fonction de la taille (figure 55, tableau 17) nous montre une grande similitude entre la série mâle et la série femelle. De plus la différence de moyennes de tailles des mâles et des femelles est faible, ce qui exclut tout dimorphisme sexuel portant sur la taille.

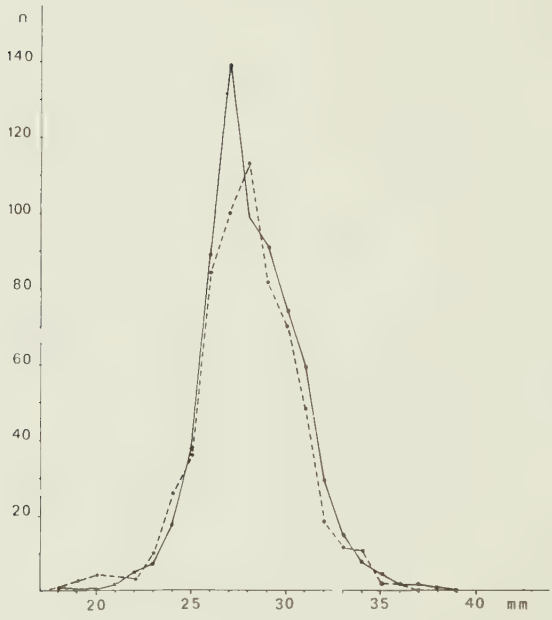

Fig. 55. — *Donax trunculus*. Polygones de fréquence établis sur 1 310 exemplaires récoltés à Morgat (Finistère). Le polygone des mâles (traits continus) et celui des femelles (en tiretés) diffèrent peu, ce qui conduit à considérer l'espèce comme gonochorique.

Conclusion. — La régularité des pourcentages sexuels par classe de taille et l'absence d'hermaphrodite nous conduit à classer *Donax trunculus* parmi les gonochoriques, avec une légère prédominance du nombre des mâles (52 %).

CONCLUSION

Dans cette deuxième partie nous avons pu constater combien la morphologie entrave les recherches biologiques chez les Lamellibranches, puisque, pour les cinq espèces étudiées, nous avons dû renoncer à la détermination du sexe sur l'animal vivant et, en conséquence, aux élevages marqués. Par contre la méthode histologique s'est révélée fructueuse tant pour les adultes, que pour les jeunes où chez *Glycymeris glycymeris* et *Venus striatula* nous avons mis en évidence un hermaphrodisme juvénile dans l'ébauche de glande définitive. Enfin l'étude des pourcentages sexuels nous a permis, sauf pour *Venus striatula*, de distinguer les espèces à hermaphrodisme successif, des espèces gonochoriques.

On remarquera, d'autre part, que nous nous sommes intéressé à des espèces appartenant à des ordres et des familles différents: Filibranches (Glycymeridae, Pectinidae), Eulamellibranches (Veneridae, Scrobiculariidae, Donacidae). C'est que chez les Lamellibranches, l'hermaphrodisme se manifeste dans la plupart des familles ou sous-ordres, sans que ce caractère, dans l'état actuel de nos connaissances, puisse être mis en relation avec la systématique.

CONCLUSION GENERALE

L'hermaphrodisme successif ne doit pas être considéré comme un phénomène isolé. Pour le comprendre, il faut le replacer dans le cadre plus large de la différenciation sexuelle. Chez les Mollusques Bivalves cette différenciation apparaît déjà, malgré le peu d'espèces étudiées, comme très variable et très complexe. L'étude de la différenciation sexuelle ne sera complète que lorsque nous en connaîtrons les *modalités* et le *déterminisme*.

Le bilan des modalités étant à peine ébauché, les tentatives d'explication du déterminisme ne peuvent être considérées que comme des hypothèses de travail. Rappelons qu'il existe à ce sujet, deux courants de pensées, d'une part l'hypothèse de MONTALENTI et BACCI (1952) proposant un déterminisme génétique polyfactoriel, d'autre part toute une série d'expériences et d'observations où l'influence des facteurs externes ou du métabolisme, ont été mis en évidence: SPARCK (1924), ORTON (1927), ANEMYIA (1929), AWATI et RAI (1931), BURKENROAD (1932).

La complexité des modalités de la différenciation sexuelle des Lamellibranches apparaît dans les classifications qui ont été proposées et qui s'appuient sur différents critères. Enumérons-les brièvement.

PELSENEER (1894): STRUCTURE ET MORPHOLOGIE.
- Glande génitale a acini mixtes, ex. *Ostrea*.
- Glande génitale à acini ♂ et ♀ adjacents, ex. *Cardium norvegicum* Spengler.
- Glande génitale à régions ♂ et ♀ séparées, mais à conduit génital unique, ex. *Pecten maximus* L.
- Glandes génitales ♂ et ♀ complètement séparées, à conduits séparés, ex. *Anatinacea*.
- Sexe séparés (gonochorisme).

COE (1942): SUCCESSION DE PHASES.
- Ambisexualité fonctionnelle, ex. *Pecten irradians* Lmk.
- Sexualité consécutive, ex. *Mercenaria mercenaria* (L.).
- Sexualité rythmique consécutive, ex. *Ostrea edulis* L.
- Sexualité alternative, ex. *Ostrea virginica* Gmelin.
- Unisexualité (Gonochorisme).

BACCI (1951): INDIVIDUS ET POPULATIONS.
- La distinction nouvelle qu'apporte BACCI concerne l'homogénéité des populations, au point de vue sexuel.
- Hermaphrodites uniformes *(bilanciati)*: l'hermaphrodisme concerne tous les individus d'une population.
- Hermaphrodites non uniformes *(non bilanciati)*: l'hermaphrodisme ne concerne qu'une partie des individus d'une population.

A cette série de critères qui se complètent, nous ajoutons *l'ontogénie*. Au cours de la formation de la glande génitale nous avons distingué trois phases: une phase postlarvaire à initiales germinales, une phase d'ébauche de glande génitale définitive et enfin la glande génitale définitive fonctionnelle. Nous estimons que, pour avoir une idée exacte de la sexualité d'une espèce, il est nécessaire de connaître les manifestations de la sexualité qui ont lieu *à chacun*

de ces stades. Dans cette optique nous pouvons dresser le tableau suivant :

STADES	LARVAIRE ou postlarvaire	JUVENILE	ADULTE
Eléments sexuels	Initiales germinales (région péricardique)	Ebauche de glande génitale définitive	Glande génitale définitive fonctionnelle
Sexualité	Sexualité non apparente ou Monosexualité postlarvaire Ex. *Montacuta phascolionis* ou Hermaphrodisme postlarvaire Ex. *Venus striatula*	Sexualité non apparente ou Monosexualité juvénile Ex. *Mytilus edulis* ou Hermaphrodisme juvénile Ex. *Glycymeris glycymeris*	Gonochorisme ou Hermaphrodisme constant ou Hermaphrodisme successif

Le tableau précédent nous montre combien la sexualité peut se manifester précocement chez les Mollusques Bivalves. On doit considérer sans aucun doute les mâles larvaires de *Montacuta phascolionis* comme néoténiques. De même dans une étude récente Okelmann (1964), estime que *Turtonia minuta* (Fabricius) est un Veneridae néoténique et *Cyclopecten perplexus* Soot-Ryen, un Pectinidae néoténique, ces deux espèces naines se reproduisant à la taille de 1 mm. Ainsi cet auteur, s'appuyant sur l'anatomie comparée, en arrive à des conclusions semblables aux nôtres quant à la précocité sexuelle des Bivalves.

Toutefois, contrairement à Coe (1942), nous ne pensons pas pouvoir appliquer le terme de « néoténie » aux exemples d'hermaphrodisme postlarvaire et juvénile actuellement connus, car il ne s'agit que de manifestations sexuelles abortives et fugaces. Mais cet hermaphrodisme précoce nous suggère qu'il existe chez les Bivalves une ambisexualité potentielle fondamentale, qui, dans certaines occasions, parviendrait à se manifester. En outre, il est possible que cette ambisexualité fondamentale existe aussi chez des espèces apparemment gonochoriques.

Ces deux conceptions (précocité sexuelle et ambisexualité fondamentale) demandent à être vérifiées par des études suivies sur les jeunes Bivalves. Ce programme débouche sur des recherches d'ordre systématique (affinités entre jeunes d'un même groupe ou de groupes voisins), d'ordre biologique (cycle de reproduction, passage à la vie benthique ou fixée) et même d'ordre écologique (recherche des zones de concentration des jeunes d'une espèce

donnée). En effet, chez beaucoup de Lamellibranches, les jeunes et les adultes occupent des espaces très différents ; c'est le cas, par exemple, de *Donax trunculus*, à Morgat.

RESUME DES PRINCIPAUX FAITS ACQUIS

La première partie de ce travail est consacrée à l'étude de la reproduction et de sexualité de *Chlamys varia*, espèce déjà connue comme hermaphrodite successif, mais pour laquelle les modalités exactes des changements de sexe n'avaient pas été abordées.

1° Une « échelle pratique » comportant trois stades a été définie pour caractériser l'état de maturité de la glande génitale. Cette échelle, facilement utilisable, est basée sur des critères macroscopiques concrets et peut être généralisée à tous les Lamellibranches.

2° Le cycle annuel de reproduction en rade de Brest a été établi d'après 7 527 examens. L'influence, sur ce cycle, de la température et de la luminosité a été mise en évidence expérimentalement. La relation avec les phases de la neuro-sécrétion a été confirmée.

3° Des précisions inédites (descriptions et mensurations) ont été apportées sur l'histologie et la cytologie de la gamétogenèse.

4° L'action d'une Haplosporidie parasite de la gonade, du genre *Haplosporidium* (espèce non décrite) a été analysée sur quinze cas découverts en rade de Brest.

5° L'étude histologique de la formation de la glande génitale nous a permis de mettre en évidence un hermaphrodisme juvénile, fugace et abortif mais qui semble s'appliquer à l'ensemble des individus des populations étudiées (rade de Brest).

6° Les pourcentages sexuels ont été établis par classes de taille sur 2 637 individus. Il est fait une analyse statistique des résultats (test t, loi binomiale) qui montre que les différences constatées entre les séries ♂ et ♀ sont hautement significatives.

7° Des élevages, en viviers flottants, d'animaux marqués individuellement ont été réalisés en 1961 et 1962 et comportaient à l'origine 2 466 individus. Compte tenu de la mortalité, 3 248 examens ont été pratiqués, 30 cas d'hermaphrodisme ont été découverts, et 108 changements de sexe mis en évidence, soit de la phase mâle à la phase femelle, soit de la phase femelle à la phase mâle. De plus, deux cas ont montré les successions suivantes :

a) Phase mâle — phase femelle — phase hermaphrodite, en une saison de reproduction.

b) Phase femelle — phase mâle — phase hermaphrodite, en une saison de reproduction, puis phase mâle à la saison suivante.

Ainsi une minorité d'individus d'une population montre de la « sexualité alternative ».

8° L'histologie de 42 glandes hermaphrodites d'individus obtenus soit dans la nature, soit dans les élevages, nous a permis d'établir les séquences des changements de sexe. Généralement les phases se succèdent sans interruption dans un même acinus, mais il peut y avoir néoformation d'acini. De plus, des phénomènes de décalage de maturité entre acini d'une même glande ont été rencontrés à maintes reprises.

Dans la seconde partie nous avons appliqué la méthode statistique et la méthode histologique à la recherche de l'hermaphrodisme successif chez d'autres Lamellibranches. Les élevages d'animaux marqués n'ont pu être réalisés par suite de l'impossibilité de reconnaître le sexe sans sacrifier l'animal.

1° Chez *Chlamys distorta*, les calculs statistiques nous ont permis de mettre en évidence le fait que chez cette espèce l'hermaphrodisme successif est non seulement de même nature que chez *Chlamys varia*, mais encore de même intensité.

2° Chez *Glycymeris glycymeris*, l'existence de l'hermaphrodisme successif, insoupçonné jusqu'ici, a été établi sur résultats statistiques portant sur 1 528 exemplaires de la rade de Brest et 509 de la baie de Morlaix.

L'histologie a permis de déceler, chez des adultes, six cas d'hermaphrodisme de trois types différents qui montrent qu'il existe, comme chez *Chlamys varia*, le changement de la phase femelle à la phase mâle et le changement inverse.

Sur des échantillons de 15 à 20 mm, un hermaphrodisme juvénile qui semble général a été mis en évidence histologiquement.

3° Chez *Venus striatula*, étudié à Morgat (Finistère) l'hermaphrodisme postlarvaire des initiales germinales, déjà connu, a été vérifié, mais de plus nous y avons trouvé un hermaphrodisme juvénile dans l'ébauche de glande définitive et un hermaphrodisme rudimentaire chez les adultes. Par contre, l'analyse statistique n'a pas apporté d'éléments positifs en faveur d'un hermaphrodisme successif chez l'adulte.

4° Un pourcentage relativement important (2,3 à 4,9 %) d'hermaphrodites a été signalé par Paes Da Franca sur *Scrobicularia plana* au Portugal. Sur 3 186 échantillons récoltés en Bretagne, Espagne,

Portugal, nous n'avons trouvé aucun hermaphrodite, ni remarqué de différences caractéristiques entre les séries mâles et femelles, en ce qui nous conduit à considérer l'espèce comme gonochorique véritable. Il en est de même de *Donax trunculus* (1 310 exempaires récoltés à Morgat).

En tenant compte des exemples déjà connus, et de ceux que nous avons étudiés, nous avons été conduit, dans l'étude des modalités de l'hermaphrodisme successif, à envisager le critère ontogénique. Au cours de la formation de la glande nous avons distingué trois stades: initiales germinales, ébauches de la glande génitale définitive, glande génitale définitive fonctionnelle. En considérant les manifestations de la sexualité à ces différents stades, nous avons établi la liaison entre hermaphrodisme postlarvaire et juvénile d'une part, et hermaphrodisme successif chez l'adulte d'autre part.

BIBLIOGRAPHIE

Ancel (P.), 1903. — Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. — *Arch. Biol., 19*, p. 380-652. — 1930. — Sur le déterminisme cytosexuel des gamètes. — *Arch. Zool. Exp. et Gen.*, (4), *1*, p. 106-115.

Ansell (A.-D.), 1961, *a*. — Reproduction, growth an mortality of *Venus striatula* (da Costa) in Kames bay, Millport, Scotland. — *Mar. Biol. Ass. U.K., 41*, p. 191-215. — 1961, *b*. — The development of the primary gonad in *Venus striatula* (da Costa). — *Proc. Malac. Soc. London., 34*, p. 243-247.

Amemiya (I.), 1925. — Hermaphroditism in the Portuguese Oyster. — *Nature, 116*, p. 608. — 1929. — On the sex-change of the Japonese common oyster *Ostrea gigas* thunberg. — *Proc. Imp. Acad. Tokyo., 5*, p. 284-286. — 1936. — Effect of gill excision upon the oyster *Ostrea gigas* Thunberg. — *Japan Jour. Zool., 6*, p. 84.

Bacci (G.), 1951. — Ermaphroditismo ed intersessualita nei Gastropodi e Lamellibranchi. — *Arch. Zool. Ital., 7*, p. 57-151. — 1955. — Variabilita sessuale di populazioni, razze e specie ermaphrodite. — *Ric. Scient. Suppl., 25*, p. 1-6.

Bargeton (M.), 1942. — Les variations saisonnières du tissu conjonctif vésiculeux de l'huître. — *Bull. Biol. Fr. et Belg., 76*, p. 175-191. — Modifications histologiques de la zone des gonades après la ponte chez *Gryphaea angulata* Lmk. — *Bull. Biol. Fr. et Belg., 77*, p. 97-103.

Bolognari (A.), 1957. — Ricerche sugli ovociti in accrescimento di *Mytilus galloprovincialis* Lmk. (Moll. Lam. Fill.). — *Arch. Zool. Napoli, 42*, p. 229-248.

Burkenroad (M.-D.), 1937. — The sex-ratio in alternational hermaphrodites, with special reference to the determination of rate of reversal of sexual phase in oviparous Oysters. — *Journ. Mar. Res., 1*, p. 75-84.

Cabioch (L.), 1961. — Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. — *Cahiers Biol. Mar., 2*, p. 1-40.

Caullery (M.) et Chappelier (A.), 1906. — *Anurosporidium pelseneeri* n.g.n.sp. Haplosporidie infectant les sporocystes d'un Trématode parasite de *Donax trunculus* L. — *C.R. Soc. Biol. Paris, 60*, p. 325-328.

Caullery (M.) et Mesnil (F.), 1905. — Recherches sur les Haplosporidies. — *Arch. Zool. Exp. et Gen.* (4), *4*, p. 101-180.

Cépède (C.), 1911. — Le cycle évolutif et les affinités systématiques de l'*Haplosporidium* du *Donax*. — *C.R. Acad. Sc. Fr., 153*, p. 507-509.

Chipperfield (P.), 1953. — Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* L. in British waters. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K., 32*, p. 449-476.

Coe (W.-R.), 1931, *a*. — Sexual rythm in the Californian oyster (*Ostrea lurida*). — *Science, 74*, p. 247-249. — 1931, *b*. — Spermatogenesis in the Californian oyster (*Ostrea lurida*). — *Biol. Bull. 61*, p. 309-315. — 1932, *a*. — Development of the gonads and the sequence of the sexual phases in the Californian oyster (*Ostrea lurida*). — *Bull. Scr. Inst. Ocean. Techn., 3*, (6), p. 119-145. — 1932, *b*. — Sexual phases in the American oyster (*Ostrea virginica*. — *Biol. Bull., 63*, p. 419-441. — 1933. — Sexual phases in *Teredo*. — *Biol. Bull., 63*, p. 283-303. — 1934, *a*. — Alternation of sexuality in oysters. — *Ann. Nat., 68*, p. 236-252. — 1934, *b*. — Sexual phases in the Pelecypod mollusk *Teredo*. — *Science, 80*, p. 192-193. — 1935. — Sequence of sexual phases in *Teredo, Ostrea* and *Crepidula*. — *Anat. Rec. Suppl., 64*, p. 81. — 1936, *a*. — Sequence of fonctionnal sexual phases in *Teredo*. — *Biol. Bull., 71*, p. 122-132. — 1936, *b*. — Environment and sex in the oviparous oyster *Ostrea virginica*. — *Biol. Bull., 71*, p. 353-359. — 1936, *c*. — Sex-ratios and sex changes in Mollusks. — *Mem. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* (2), n° *3*, p. 69-76. — 1938. — Primary sexual phases in the oviparous oyster (*Ostrea virginica*). — *Biol. Bull., 74*, p. 64-75. — 1940. — Divergent pathways in sexual development. — *Science, 91*, p. 175-182. — 1941. — Sexual phases in wood-boring Mollusks. — *Biol. Bull., 81*, p. 168-176. — 1942. — Sexual differenciation in mollusk. I. Pelecypods. — *Quart. Rev. Biol., 18*, p. 154-164. — 1943. — Development of the primary gonad and differentiation of sexuality in *Teredo navalis* and other pelecypod mollusks. — *Biol. Bull., 84*, p. 178-187. — 1945. — Development of reproductive system and variations in sexuality in *Pecten* and other Pelecypod mollusks. — *Contr. Scripps. Ocean. Inst.*, n° *255* et *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci., 36*, p. 673-700.

Coe (W.-R.) et Turner (H.-T.), 1938. — Development of the gonads and gametes in the solft-shell clam *(Mya arenaria)*. — *Journ. Morphol., 62*, p. 91-111.

Cole (H.-A)., 1942. — Primary sex-phases in *Ostrea edulis*. — *Quart. J. Micr. Sci., 83*, p. 317-356.

Croxton (F.) et Cowden (D.), 1960. — *Applied general statistics*. Second edition, 1 vol., 843 p., Ed. Prentice Hall, U.S.A.

Dalmon (J.), 1935. — Note sur la biologie du pétoncle (*Chlamys varia* L.). — *Rev. Trav. Off. Pêches Marit., 8*, p. 268-281. — 1938. — Divers modes de sexualité chez les Mollusques lamellibranches de la famille des Pectinidés. Changement de sexe et hermaphrodisme transitoire chez *Pecten varia* L. — *C.R. Acad. Sc. Fr., 207*, p. 181-183.

Deroux (G.), 1960. — Formation régulière de mâles mûrs, de taille et d'organisation larvaire chez un Eulamellibranche commensal (*Montacuta phascolionis* Dautz.). — *C.R. Acad. Sc. Fr., 250*, p. 2 264-2 266.

Faure (L.), 1956. — La coquille St-Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. — *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 20*, p. 119-131.

Franc (A.), 1960. — Classe des Bivalves in *Traité de Zoologie*, tome V, fasc. II, p. 845-2 133.

Franca (M. Paes da.), 1956. — Variação sazonal das gonadas em *Scrobicularia plana* da Costa. — *Arch. Mus. Bocage, 27*, p. 107-123.

Franzen (A.), 1955. — Comparative morphological investigations into the spermatogenesis among Mollusca. — *Zool. Bidr. Uppsala., 30*, p. 399-456.

Frazao (J.-V.), 1957. — Sur l'existence de glycogène dans le noyau de l'ovocyte de l'huître (*Gryphaea angulata*). — C.R. *Séances Soc. Biol., 151*, p. 1 487-1 488.

Gabe (M.), 1955. — Particularités histologiques des cellules neuro-secrétrices chez quelques Lamellibranches. — *C.R. Acad. Sc. Fr., 240*, p. 1 810-1 812.

Galtsoff (P.-S.), 1938. — Sex change and physiological inter-sexuality in *Ostrea virginica*. — *Anat. Rec. Suppl., 72*, p. 42-43. — 1940. — Physiology of reproduction of *Ostrea virginica III*. Stimulation of spawning in the male oyster. — *Biol. Bull., 78*, p. 117-135.

Galtsoff (P.-S.) et Philpott (D.-E.), 1960. — Ultrastructure of the spermatozoon of the oyster *Crassostrea virginica*. — *Journ. Ultrastruct. Res., 3*, p. 241-253.

Gatenby (J.-B.), 1922. — Sex change in Mollusca. — *Nature London, 110*, p. 544.

Grave (B.-H.), 1942, *a*. — The sexual cycle in *Teredo navalis*. — *Proc. Indiana. Acad. Sci., 51*, p. 265. — 1942, *b*. — The sexual cycle of the shipworm *Teredo navalis*. — *Biol. Bull., 82*, p. 438-445.

Grave (B.-H.) et Smith (J.), 1936. — Sex inversion in *Teredo navalis* and its relation to sex ratios. — *Biol. Bull., 70*, p. 332-342.

Jeffreys (J.-G.), 1863. — *British Conchology*, Vol. II, London.

Lacaze-Duthiers (H.), 1854. — Recherches sur les organes génitaux des acéphales lamellibranches. — *Ann. Sc. Nat. Zoologie., 2*, p. 155-248, Pl. 5-9.

LEBOUR (M.-V.), 1938. — Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K., 23,* p. 119-114.

LETACONNOUX (R.) et ANDOUIN (J.), 1956. — Contribution à l'étude du Pétoncle (*Chlamys varia* L.). — *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 20,* p. 133-155.

LISON (L.), 1958. — *Statistique appliquée à la biologie expérimentale.* — Paris, Gauthier. Villars Ed., 346 p.

LOOSANOFF (V.-L.), 1937, *a.* — Spermatogenesis in the hard-shell clam (*Venus mercenaria* L.). — *Yale Journ. Biol. Med., 9,* p. 437-442. — 1937, *b.* — Development of the primary gonad and sexual phases in *Venus mercenaria* L. — *Biol. Bull., 72,* p. 389-405. — 1937, *c.* — Seasonal gonadal changes of adult clams *Venus mercenaria* L. — *Biol. Bull., 72,* p. 406-416. — 1942. — Seasonal gonadal changes in the adult oysters *Ostrea virginica* of Long Island Sound. — *Biol. Bull., 82,* p. 195-206. — 1945. — Precocious gonad development in oysters induced in midwinter by high temperature. — *Science Lancaster, 102,* p. 124-125. — Gametogenesis and spawning of the European oyster *Ostrea edulis* in waters of Maine. — *Biol. Bull., 122,* p. 86-94.

LOOSANOFF (V.-L.) et DAVIS (H.-C.), 1951. — Delaying spawning of Lamellibranchs by low temperature. — *Journ. Mar. Res., 10,* p. 197-202. — 1952. — Repeated semiannual spawning of northern oysters. — *Science, 115,* p. 675-676.

LUBET (P.), 1951. — Sur l'émission des gamètes chez *Chlamys varia* L. (Moll. Lamell.). — *C.R. Acad. Sc. Fr., 236,* p. 129-130. — 1955. — Cycle neurosécrétoire chez *Chlamys varia* L. et *Mytilus edulis* L. (Mollusques Lamellibranches). — *C.R. Acad. Sc. Fr., 241,* p. 119-121. — 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Mollusques bivalves). — *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. 23,* p. 387-548.

LUCAS (A.), 1964. — Mise en évidence de l'hermaphrodisme successif de *Glycymeris glycymeris* L par l'analyse des pourcentages sexuels. — *C.R. Acad. Sc. Fr., 258,* p. 5 742-5 744.

LUCAS (A.) et FRANC (A.), 1962. — Sur les modalités de l'hermaphrodisme successif chez *Chlamys varia.* — *C.R. Acad. Sc. Fr., 254,* p. 2 671-2 673.

MARTEIL (L.), 1963. — La Crépidule (*Crepidula fornicata* L.) en France. — *Sc. et pêches,* n° *121,* p. 1-6.

MERRILL (A.-S.) et BURCH (J.-B.), 1960. — Hermaphroditism in the sea scallop, *Placopecten magellanicus* Gmelin. — *Biol. Bull., 119,* p. 197-201.

MONTALENTI (G.) et BACCI (G.), 1951. — Osservazioni e ipotesi sulla determinazione del sesso negli ermaproditi. — *Sciencia genetica, 4,* p. 5.

MORTON (J.-E.), 1958. — *Molluscs.* — London, Hutchinson Ed. 232 p.

NEEDLER (A.-B.), 1932. — Sex reversal in *Ostrea virginica.* — *Contr. Can. Biol. Fish., 7,* p. 285. — 1936. — Sex ratios in oysters of known age. — *Prog. Rep. Atlantic. Biol. Sta., 7,* n° 49. — 1942. — Sex reversal in individual oysters. — *J. Fish. Res. Bd. Can., 5,* p. 361-364.

OCKELMANN (K.-W.), 1964. — *Turtonia minuta* Fabricius, a neotenous veneracean Bivalve. — *Ophelia, 1,* p. 121-146.

ORTON (J.-H.), 1927, *a.* — Observations and experiments on sex-change in the European oyster (*O. edulis*). I. The change from female to male. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K., 14,* p. 967-1 045. — 1927, *b.* — A note on the physiology of sex and sex determination. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K., 14,* p. 1 047-1 055. — 1933. — Observation and experiment on sex change in the European oyster (*O. edulis*). III. — On the fate of undspawned ova. IV. — On the change from male to female. *J. Mar. Biol. Ass. U.K., 16,* p. 1-54.

PELSENEER (M.-J.), 1894. — Hermaphroditism in Mollusca. — *Quart. Journ. Micr. Sci., 37,* p. 19-46. — 1906. — Trématodes parasites de Mollusques marins. — *Bull. Scient. Fr. Belg., 40,* p. 161-186. — 1926. — La proportion relative de sexe chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. — *Mem. Acad. R. Belg. Sci.* (2e Série), *8,* n° 11, 258 p.

REDDIATH (K.), 1962. — The sexuality and spawning of manx Pectinids. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K., 42,* p. 683-703.

SAKSENA (S.-P.), 1950. — Studies on sex in *Ostrea edulis* from the bay of Naples. — *Publ. Staz. Zool. Napoli, 22,* p. 327-338.

STEP (E.) et WELLS (L.), 1960. — *Shell life.* — London, Warn Ed., 443 p.

SPARCK (R.), 1924. — Studies on the biology of the oyster (*Ostrea edulis* L.) in the Limfjord with special references to the influence of the temperature on the sex-change. — *Rep. Dan. Biol. Stat., 30,* p. 1-84.

TRANTER (D.-J.), 1958, *a.* — Reproduction in Australian pearl oysters. I. *Pinctada albina* (Lmk): Primary gonad development. — *Australian J. Mar. Fresh. Res., 9,* p. 135-143.

— 1958, *b*. — II. *Pinctada albina* (Lmk): Gametogenesis. — *Ibid., 9,* p. 144-158. — 1958, *c*. — III. *Pinctada albina* (Lmk): Breeding season and sexuality. — *Ibid., 9,* p. 191-216. — 1958, *d*. — IV. *Pinctada margaritifera* L. — *Ibid., 9,* p. 509-525. — 1959. — V. *Pinctada fucata* (Gould). — *Ibid., 10,* p. 45-66.

Vannini (E.), 1953. — Comportamento dei nucleoli e delle ribonucleoproteïne negli ovociti in accrescimento. — *Ric. Sci., 23,* suppl., p. 81-86.

Yonge (C.-M.), 1926. — Protandry in *Teredo norvegica*. — *Quart. Journ. Micr. Sci., 70,* p. 391-394.

ANNEXE

TABLEAUX 1 à 17

TABLEAU 1

Inventaire zoologique et biomasse d'un prélèvement dans l'anse de l'Auberlac'h, en rade de Brest, entre la pointe de Pen Bellec et la pointe de Doubidy, 26 avril 1963.

Fond de maërl sur vase, gravier, gros cailloux (7), quelques coquilles vides (26 valves ou tests). Collecte en plongée autonome sur 1 m2. Biomasse totale: 802 g.

ESPECES	NOMBRE d'individus	POIDS en g. par espèce	POIDS en g. par catégorie
Chlamys varia (L.)	28	326	326
Nucula nucleus (L.)	2	1	
Anomia ephippium L.	21	79	94 (Lamellibranches)
Kellia suborbicularis (Mont.)	4	1	
Venus verrucosa L.	1	13	
Doris tuberculata Cuvier	1	7	
Ocinebra erinaceus (L.)	2	5	18 (Gastropodes)
Trivia arctica (Mont.)	2	2	
Calliostoma zizyphinum (L.)	1	5	
Pyura savignyi (Philippi)	52	264	
Ascidia mentula Müller	1	5	325 (Ascidies)
Ascidiella scabra (Müller)	3	32	
Phallusia mamillata Cuvier	1	24	
Duseideia fragilis (Mont.)	2	15	18 (Eponges)
Chalina oculata (Pallas)	1	3	
Hydraires calyptoblastiques	—	1	
Acanthochites discrepans (Brown)	2	4	20 (Divers)
Synapta sp.	1	2	
Galathea intermedia Lillj.	3	2	
Eupagurus bernhardus L.	1	1	
Lineus longissimus (Gunnurus)	1	1	
Eulalia viridis (Müller)	2	1	
Serpula vermicularis L.	7	7	
Pomatoceros triqueter L.	6	1	

TABLEAU 2

Inventaire zoologique et biomasse d'un prélèvement dans le chenal de l'Armorique, en rade de Brest, entre la pointe de l'Armorique et l'île Ronde, 26 avril 1963.

Fond de maërl, cailloutis, cailloux (9), coquilles vides (64 valves ou tests). Collecte en plongée autonome sur 1 m2. Biomasse totale: 572 g.

ESPECES	NOMBRE d'individus	POIDS en g. par espèce	POIDS en g. par catégorie
Chlamys varia (L.)	12	91	91
Anomia ephippium L.	6	14	
Modiolus barbatus (L.)	1	2	
Chlamys distorta (Da Costa)	1	2	295 (Lamelli-branches)
Chlamys opercularis (L.)	3	79	
Pecten maximus L.	1	163	
Laevicardium norvegicum (Spengler)	1	35	
Buccinum undatum L.	1	2	
Ocinebra erinaceus (L.)	1	2	18 (Gastro-podes)
Trivia arctica (Mont.)	3	1	
Calyptraea sinensis (L.)	32	8	
Crepidula fornicata (L.)	1	5	
Pyura savignyi (Philippi)	46	110	
Ascidia mentula Müller	2	8	150 (Ascidies)
Ascidiella scabra (Müller)	2	21	
Ciona intestinalis (L.)	2	11	
Serpula vermicularis L.	3	5	
Psammechinus miliaris (Gmelin)	1	3	
Galathea intermedia Lillj.	3	1	
Porcellana longicornis Penn.	12	2	15 (Divers)
Pilumnus hirtellus L.	2	2	
Macropodia sp.	2	2	
Lepadogaster gouanii Lacep.	2	3	

TABLEAU 3

Chlamys varia. *Elevages 1961. Port de Brest.*
Passages de la phase mâle à la phase femelle sans stades intermédiaires connus.

N° de marquage	GLANDE MALE OU ASEXUÉE *		GLANDE FEMELLE		Trouvé mort le
	Observée le	Taille de l'animal en mm	Observée le	Taille de l'animal en mm	
227	* 26-1-61	34	1-8-61	37	29- 9-61
	9-2-61	34			
	* 13-4-61	34			
	6-6-61	35			
253	* 26-1-61	41	1-8-61	43	30- 9-61
	* 9-2-61	41	29-9-61	43	
	* 13-4-61	41			
	6-6-61	42			
412	* 28-2-61	34	1-8-61	35	29- 9-61
	13-4-61	34			
	6-6-61	35			
460	* 9-3-61	40	2-8-61	41	29- 9-61
	13-4-61	40			
	28-6-61	41			
533	* 9-3-61	47	2-8-61	49	29- 9-61
	14-4-61	47			
	28-6-61	47			
950	* 21-3-61	44	30-9-61	45	1-12-61
	13-4-61	44			
	28-6-61	45			
	2-8-61	45			
1 036	* 21-3-61	38	27-4-62	44	11- 9-62
	2-5-61	38			
	21-6-61	38			
	1-8-61	41			
	* 30-8-61	41			
1 133	5-5-61	40	29-9-61	43	1-12-61
	20-6-61	40			
	31-7-61	43			
1 140	5-5-61	30	1-8-61	32	29- 9-61
	21-6-61	30			

N° de marquage	GLANDE MALE OU ASEXUÉE *		GLANDE FEMELLE		Trouvé mort le
	Observée le	Taille de l'animal en mm	Observée le	Taille de l'animal en mm	
1 167	5-5-61 20-6-61 31-7-61	40 40 40	29-9-61	42	1-12-61
1 200	5-5-61 21-6-61 31-7-61	37 37 38	29-9-61	38	1-12-61
1 216	5-5-61 21-6-61	42 42	1-8-61 29-9-61	43 43	30- 9-61
1 241	5-5-61 20-6-61	51 51	31-7-61	51	29- 9-61
1 247	5-5-61 21-6-61 31-7-61	35 35 38	29-9-61	38	1-12-61
1 253	5-5-61 21-6-61	41 41	31-7-61 29-9-61	45 45	1-12-61
1 274	5-5-61 21-6-61 31-7-61	35 35 35	29-9-61	35	30- 9-61
1 374	5-5-61 21-6-61 1-8-61	34 34	29-9-61		1-12-61
1 376	5-5-61 21-6-61	34 34	31-7-61 29-9-61	34 35	1-12-61
1 398	5-5-61 21-6-61 1-8-61	31 31 31	29-9-61	34	1-12-61
1 429	23-5-61 3-8-61 22-9-61	39 43	27-4-62	46	11- 9-62

N° de marquage	GLANDE MALE OU ASEXUÉE *		GLANDE FEMELLE		Trouvé mort le
	Observée le	Taille de l'animal en mm	Observée le	Taille de l'animal en mm	
1 471	23-5-61	37	3-8-61	39	1-12-61
			22-9-61	39	
1 504	23-5-61	29	22-9-61	37	
	3-8-61	34	27-4-62	41	
			11-9-62	41	
1 519	26-5-61	32	3-8-61	36	1-12-61
			22-9-61	37	
1 555	26-5-61	40	3-8-61	40	1-12-61
			22-9-61	41	
1 520	26-5-61	44	22-9-61	46	1-12-61
	3-8-61	46			
1 562	26-5-61	37	3-8-61	38	1-12-61
			22-9-61	38	
1 575	26-5-61	42	3-8-61	44	
			22-9-61	44	1-12-61
1 581	26-5-61	41	29-9-61	44	1-12-61
	3-8-61	42			
1 594	26-5-61	34	3-8-61	37	1-12-61
			22-9-61	37	
1 600	26-5-61	35	3-8-61	36	1-12-61
			22-9-61	36	
1 601	26-5-61	39	3-8-61	43	
			22-9-61	44	1-12-61
1 602	26-5-61	46	22-9-61	47	1-12-61
	3-8-61	46			
1 607	26-5-61	36	3-8-61	36	
			22-9-61	36	1-12-61
1 611	26-5-61	31	3-8-61	32	22- 9-61
1 628	26-5-61	47	22-9-61	48	1-12-61
	3-8-61	48			
1 646	26-5-61	40	3-8-61	41	1-12-61
			22-9-61	41	

TABLEAU 4

Chlamys varia. *Elevages 1961. Port de Brest.*

Passages de la phase femelle à la phase mâle sans stades intermédiaires connus.

N° de marquage	GLANDE FEMELLE		GLANDE MALE		Trouvé mort le
	Observée le	Taille de l'animal en mm	Observée le	Taille de l'animal en mm	
1 090	21-4-61	36	2-8-61		29- 9-61
	29-6-61				
1 149	5-5-61	38	1-8-61	38	
	21-6-61	38			1-12-61
1 644	26-5-61	31	3-8-61	33	29- 9-61

TABLEAU 5

Chlamys varia. *Elevages 1961. Port de Brest.*

Description des changements de sexes, comportant une phase hermaphrodite.

N° de marquage	Date	Taille en mm	Sexe	REMARQUES HISTOLOGIQUES
280	24- 2-61	47	?	
	13- 4-61	47	?	
	6- 6-61	47	♂	Préparation extemporanée.
	31- 7-61	47	♀	Stade F d 5.
	29- 9-61	48	♂♀	Acini mixtes où les spermatozoïdes flagellés occupent le centre tandis que des jeunes ovocytes se développent sur les bords. Parfois ovocytes rares ou inexistants. Plus rarement acini uniquement constitués d'ovocytes.
	11-10-61		♂♀	Acini presque vides avec de jeunes ovocytes contre leurs parois. Des spermatozoïdes résiduels sous forme d'amas nécrotiques.
1 143	5- 5-61	43	♂	Préparation extemporanée.
	21- 6-61	43	♂	id.
	1- 8-61	43	♂♀	Acini bourrés d'ovocytes stade F d 5 mais quelques acini ♂ localisés et rares acini mixtes.
1 166	5- 5-61	34	♂	Préparation extemporanée.
	20- 6-61	34	♂♀	Des acini de grande taille où la spermatogenèse est active: stade M d 3. D'autres acini, plus petits, mixtes, contenant des spermatozoïdes (stade M r 1) et des ovocytes en voie de croissance, les plus gros atteignant 30 μ.
	1- 8-61	36	♀	Stades F d 5 + d 3.
	29- 9-61	36	♀	Stade F r 3.
1 189	5-5-61	36	♂	Préparation extemporanée.
	20-6-61	36	♂♀	Différents types d'acini les uns à spermatogenèse active stade M d 4 avec, parfois, quelques ovocytes sur les bords ; d'autres au stade M r 2 avec davantage d'ovocytes (stade F d 3), enfin des acini ne contenant que des ovocytes (F d 3).
	1-8-61	37	♀	F d 4 - d 5.

N° de marquage	Date	Taille en mm	Sexe	REMARQUES HISTOLOGIQUES
1 336	5-5-61	47	♂	Préparation extemporanée.
	20-6-61	47	♀	Beaucoup de spermatozoïdes flagellés au centre des acini, sur les bords une couronne d'ovocytes, parfois interrompue par une spermatogenèse localisée.
	1-8-61	48	♀	F r 2 + d 3.
	19-9-61	48	♀	F r 3.
1 341	5-5-61	44	♂	Préparation extemporanée.
	20-6-61	44	♂	id.
	1-8-61	44	♀	Spermatogenèse abondante stade M d 5. Mais sur les bords des acini de très rares ovocytes au début de leur développement.
	29-9-61	45	♀	F d 5.
1 358	5-5-61	47	♂	Préparation extemporanée.
	21-6-61	47	♂	id.
	31-7-61	47	♀	Acini mixtes avec spermatozoïdes au centre et ovocytes sur les bords.
1 368	5-5-61	48	♂	Préparation extemporanée.
	21-6-61	48	♂	id.
	31-7-61		♀	Acini mixtes où les ovocytes sont très abondants et les spermatozoïdes résiduels plus rares.
1 418	13-5-61	34	♂	Préparation extemporanée.
	3-8-61	35	♀	Acini où la spermatogenèse est abondante (M d 4 - d 5), mais où quelques jeunes ovocytes se rencontrent sur les bords (F d 2).
	22-9-61	35	♀	Acini contenant des ovocytes mûrs et quelques spermatozoïdes résiduels.

N° de marquage	Date	Taille en mm	Sexe	REMARQUES HISTOLOGIQUES
1 501	23-5-61	36	♀	Préparation extemporanée.
	3-8-61	37	♂	Stade M d 3.
	22-9-61	37	♂♀	Des acini mâles (M d 5) et des acini mixtes où les ovocytes, le plus souvent localisés sur les bords, sont parfois mêlés au sperme.
	27-4-62	37	♂	Stade M d 2.
	11-9-62	37	♂	Préparation extemporanée.
1 557	26-5-61	36	♂	Préparation extemporanée.
	3-8-61	37	♂	id.
	22-9-61	40	♂♀	Acini mixtes avec spermatozoïdes au centre et une couronne continue ou non d'ovocytes en croissance.
1 589	26-5-61	39	♂	Préparation extemporanée.
	3-8-61	39	♂	id.
	22-9-61	39	♂♀	Acini mixtes avec généralement des ovocytes mûrs (F d 5) et des spermatozoïdes résiduels (M r 3). Plus rarement acini mixtes à sperme abondant (M d 5 - r 1) avec jeunes ovocytes sur les bords (F d 1).

TABLEAU 6

Elevages 1962. Vivier n° 1. Port de Brest.

I. — CHRONOLOGIE DES CONTROLES

1° ORIGINE: Le Bindy et Le Roz, à la côte.
Récoltes les 7, 15 et 20 juin 1962.
Sexe ♀, nombre d'individus: 356.
Moyenne de taille: 42,38 mm.

2° EXAMEN DU 10 SEPTEMBRE 1962.
Nombre d'individus ♀: 241 (moyenne de taille: 42,28 mm.).
Nombre de changements de sexe: 13 (moyenne de taille: 38,88 mm.).

3° EXAMEN DU 20 MAI 1963.
Tous disparus: vivier ouvert.

II. — CHANGEMENTS DE SEXES OBSERVES LE 10 SEPTEMBRE 1962

N° de marquage	Taille en mm	Sexe	REMARQUES HISTOLOGIQUES
1 662	41,5	♂	Stade M d 5.
1 663	38,0	⚥	Des acini ♂ aux stades M d 5 - r 1, des acini ♀ aux stades F d 5 et F r 1, des acini mixtes avec de gros ovocytes et des spermatozoïdes.
1 664	41,2	♂	Stade M d 3.
1 665	41,3	♂	Stade M d 5.
1 666	37,4	⚥	Acini où la spermatogénèse est au stade M d 4, avec dans quelques rares acini un oocyte résiduel de grande taille.
1 667	42,0	⚥	Dans chaque acinus la spermatogenèse est au stade M d 4, les spermatocytes formant une frange périphérique régulière. Au centre de l'acinus, mêlés aux spermatozoïdes, quelques gros ovocytes libres.
1 668	33,6	♂	Stades M d 3 et M d 4 selon les acini.
1 669	41,4	⚥	Ovocytes bien formés encore abondants, occupant le centre des acini. Spermatocytes et spermatides sur les bords des acini.
1 670	36,7	♂	Spermatogenèse active.
1 671	36,8	⚥	Spermatogenèse au stade M d 4. Quelques gros ovocytes par acinus, au centre ou encore rattachés à la paroi par un fin pédoncule.
1 672	40,8	⚥	Spermatogenèse au stade M r 2 avec acini largement vidés. Mais dans un acinus un ovocyte résiduel très net.
1 674	34,0	⚥	Spermatogenèse au stade M d 3 et M d 4. Gros ovocytes résiduels au centre de quelques acini.
1 675	40,8	⚥	Ovocytes gros et bien formés plus ou moins abondants selon les endroits de la coupe. Toujours mêlés à des éléments ♂ au stade M d 4 ou M d 5.

TABLEAU 7

Elevages 1962. Vivier n° 2. Port de Brest.

1° ORIGINE: Chenal de l'Armorique.

Récolte le 27 juin 1962, en plongée.
Sexe ♀, nombre d'individus: 80.
Moyenne de taille: 48,48 mm.

2° EXAMEN DU 12 SEPTEMBRE 1962.

Nombre d'individus ♀: 75 (moyenne de taille: 48,84 mm.).
Changements de sexe: néant.

3° EXAMEN DU 20 MAI 1963.

Nombre d'individus ♀: 19.
Changement de sexe: 1 (n° 661: taille 46 mm, spermatogenèse active).

4° EXAMEN DU 10 SEPTEMBRE 1963.

Nombre d'individus ♀: 12.
Ancien changement de sexe: 1 (n° 661: taille 47,5 mm, toujours ♂).

TABLEAU 8

Elevages 1962. Vivier n° 3. Port de Brest.

I. CHRONOLOGIE DES CONTROLES

1° ORIGINE: Le Bindy - Le Roz, à la côte.

Récoltes les 7, 15 et 20 juin 1962.

Sexe ♂, nombre d'individus: 355.

Moyenne de taille: 37,85 mm.

En outre, un lot de trois ♂ marqués (n° 640, 638, 637).

2° EXAMEN DU 12 SEPTEMBRE 1962.

Nombre d'individus ♂: 260 (moyenne de taille: 39,26 mm).

Nombre de changements de sexe: 18 (moyenne de taille: 38,05 mm).

3° EXAMEN DU 20 MAI 1963.

Nombre d'individus ♂: 10.

Nouveaux changements de sexe: 3.

Anciens changements de sexe: 2

4° EXAMEN DU 10 SEPTEMBRE 1963.

Nombre d'individus ♂: 6.

Nouveaux changements de sexe: 2.

Anciens changements de sexe: 4.

II. — DESCRIPTION DES PRINCIPAUX CAS DE CHANGEMENTS DE SEXE

N° 1 676. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.

— Le 12- 9-62: ♀ glande gonflée, blanche. T: 39,6 mm. Ovocytes abondants au stade F d 4.

Le 20- 5-62: ♀ glande gonflée, blanchâtre. T: 39,6 mm.

— Le 10- 9-63: ♀ glande gonflée, blanchâtre. Ovocytes abondants. T: 42,2 mm, P. 12 g.

N° 1 682. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.

— Le 12- 9-62: Hermaphrodite. Glande gonflée translucide, un peu trouble. T: 48,1 mm, P: 16,5 g. Beaucoup d'acini presque vides contenant quelques rares spermatozoïdes résiduels et sur les bords de jeunes ovocytes. D'autres acini remplis ou presque de sperme ont sur leurs bords à la fois des spermatocytes et des ovocytes.

N° 1 688. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: ♂♀ glande jaune, gonflée, T: 45,6 mm. Des acini au stade F d 4, avec, au centre de certains d'entre eux, du sperme résiduel.

N° 1 694. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: ♂♀ glande jaune à l'extrémité, blanche par ailleurs. T: 38,2 mm. Les acini contiennent encore des spermatides et des spermatozoïdes abondants au centre. Ovocytes sur les bords, les uns libres les autres en croissance, adhérant à la paroi.

N° 1 696. — Le 20 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: ♂♀ glande blanche. T: 40. Acini mixtes où le sperme est abondant au centre et les ovocytes sur les bords, à tous les stades de maturité.
— Le 20- 5-63: ♀ glande blanche, gonflée. T: 41,7 mm.

N° 662. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: Toujours ♂ (non marqué).
— Le 20 -5-63: ♀ glande jaune, gonflée. T: 46 mm.
— Le 10- 9-63: ♀ glande gonflée, jaune clair. T: 48 mm.

N° 663. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: Toujours ♂ (non marqué).
— Le 20- 5-63: ♀ glande jaune, gonflée, T: 43 mm.
— Le 10- 9-63: ♀ glande jaune, gonflée, T: 46 mm.

N° 664. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: Toujours ♂ (non marqué).
— Le 20- 5-62: ♀ glande jaune, onflée, T: 42 mm.
— Le 10- 9-63: ♀ glande gonflée, blanchâtre, T: 43 mm.

N° 668. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: Toujours ♂ (non marqué).
— Le 20- 5-63: Toujours ♂ (non marqué).
— Le 10- 9-63: ♀ glande blanche, gonflée, T: 40,6 mm.

N° 669. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.
— Le 12- 9-62: Toujours ♂ (non marqué).
— Le 20- 5-63: Toujours ♂ (non marqué-.
– Le 10- 9-63: ♀ glande blanche, gonflée, T: 40,6 mm.

III. — DESCRIPTION DU LOT D'HERMAPHRODITES

N° 640. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, marqué. Sexe ♂♀ glande plate, blanchâtre. T: 38 mm. Acini mixtes. Au centre ovocytes libres, certains désagrégés, d'autres bien formés, mêlés à du sperme peu abondant. Sur les bords des acini: des spermatides et rarement des spermatocytes. Par places très jeunes ovocytes, très nombreux.

N° 638. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, marqué. Sexe ♂♀ Glande jaune, gonflée, T: 41 mm. Acini mixtes. Sperme au centre, ovocytes sur les bords.
— Le 12- 9-62: Sexe ♀. Glande jaune, gonflée, T: 41 mm. Stade F d 5.

N° 637. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, marqué. Sexe ♂♀ Glande gonflée, jaune, T: 36 mm. Des acini ♂, des acini ♀ situés côte à côte.
— Le 12- 9-62: Sexe ♀. Glande gonflée, jaune. Acini au stade F d 4 ou F d 5.

TABLEAU 9

Elevages 1962. Vivier n° 4. Port de Brest.

I. — CHRONOLOGIE DES CONTROLES

1° ORIGINE: Chenal de l'Armorique.

Récolte le 27 juin 1962, en plongée.

Sexe ♂. Nombre d'individus: 126.

Moyenne de taille: 45,22 mm.

2° EXAMEN DU 13 SEPTEMBRE 1962.

Nombre de ♂: 116 (moyenne de taille: 46,15 mm).

Changements de sexe: 9 (moyenne de taille: 45,11 mm).

3° EXAMEN DU 20 MAI 1963.

Nombre de ♂: 43.

Nouveaux changements de sexe: 3.

Anciens changements de sexe: 1.

4° EXAMEN DU 1er SEPTEMBRE 1963.

Nombre de ♂: 14.

Nouveaux changements de sexe: 4.

II. — DESCRIPTION DES PRINCIPAUX CHANGEMENTS DE SEXE

N° 1 699. — Le 20- 6-62: Mise en vivier, sexe ♂.

— Le 13- 9-62: ♀ glande très gonflée, blanche avec quelques points clairs. T: 51,5 mm.

N° 624. — Le 20- 6-62: Mise en vivier. Sexe ♂.

— Le 13- 9-62: ♀ glande gonflée, jaune, T : 39 mm. Acini mixtes. Spermatozoïdes abondants au centre. De gros ovocytes sur les bords, d'autres, plus rares, en croissance.

N° 625. — Le 20- 6-62: Mise en vivier. Sexe ♂.

— Le 13- 9-62: ♀ glande gonflée, blanche, T: 46 mm. Stade F d 4.

— Le 20- 5-63: ♀ glande blanchâtre, T: 46 mm.

N° 626. — Le 20- 6-62: Mise en vivier. Sexe ♀.

— Le 13- 9-62: ♀ glande gonflée, jaune, T: 38 mm. Acini femelles au stade F d 5, où sperme résiduel.

N° 629. — Le 20- 6-62: Mise en vivier. Sexe ♂.

— Le 13- 9-62: ♀ glande gonflée, jaune, T: 44 mm. Acini mixtes à sperme encore assez abondant. Ovocytes de toutes tailles.

N° 667. — Le 20- 6-62: Mise en vivier. Sexe ♂.

- Le 13- 9-62: Toujours mâle (non marqué).

— Le 20- 5-63: ♀ glande blanchâtre, T: 42 mm. Acini mixtes avec au centre sperme résiduel et sur les bords de jeunes ovocytes.

N° 673. — Le 20- 6-62: Mise en vivier. Sexe ♂.

— Le 13- 9-62: Toujours mâle (non marqué).

— Le 20- 5-63: Toujours mâle (non marqué).

— Le 10- 9-63: ♀ glande blanche, gonflée, T: 46,2 mm. Structure confuse. Certains acini mâles, les autres (plus nombreux) mixtes avec sperme mêlé à des ovocytes de toutes tailles.

TABLEAU 10

Cycle annuel de reproduction de Chlamys varia *en rade de Brest. 1960-1963.*

	Stade A		Stade B		Stade C		Total
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	
Janvier	584	97,5	6	1,0	9	1,5	599
Février	504	98,0	7	1,4	3	0,6	514
Mars	665	55,4	421	35,1	114	9,5	1 200
Avril	194	43,3	15	8,5	216	48,2	448
Mai	2	0,2	38	1,5	977	98,3	994
Juin	1	0,1	1	0,1	1 098	99,8	1 100
Juillet	36	16,4	49	22,3	135	61,3	220
Août	71	21,3	83	24,9	179	53,8	333
Septembre	47	47	97	9,5	875	85,9	1 019
Octobre	455	94,8	13	2,7	12	2,5	480
Novembre	390	100	0	0	0	0	390
Décembre	230	100	0	0	0	0	230

TABLEAU 11

Cycle annuel de reproduction de Glycymeris glycymeris *en rade de Brest. 1963.*

Date	Stade A		Stabe B		Stade C		Total
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	
24 janvier	1	3,03	9	27,27	23	69,70	33
8 et 12 février	10	1,16	164	19,05	687	79,79	861
18 et 21 mars	12	1,08	133	11,97	966	86,94	1 111
25 avril	2	1,04	14	7,25	177	91,71	193
16 mai	0	0	6	11,11	48	88,89	54
15 juin	0	0	7	15,91	37	84,09	44
4 juillet	0	0	3	9,37	29	90,63	32
31 août	2	2,06	2	2,06	93	95,88	97
25 septembre	0	0	4	7,28	51	92,72	55
2 octobre	1	2,22	7	15,55	37	82,22	45
28 novembre	1	2,08	9	18,75	38	79,17	48
30 décembre	1	1,70	17	28,81	41	69,49	59

TABLEAU 12

Cycle annuel de reproduction de Scrobicularia plana *au Conquet (Finistère) en 1963. — Repos sexuel total en novembre-décembre et janvier.*

Date	Stade A	Stade B	Stade C	Total
9 février	97	0	0	97
13 mars	104	1	0	105
20 avril	52	46	2	100
8 mai	9	48	43	100
18 et 28 juin	3	13	637	653
5 juillet	0	4	96	100
29 août	6	30	66	102
14 septembre	79	22	2	103
21 octobre	80	0	0	80

TABLEAU 13

Pourcentages sexuels chez Chlamys varia *en rade de Brest. 1961-1963.*

Centre des classes en mm	MAI - JUIN ♂	♀	Total	Taux de ♂	SEPTEMBRE ♂	♀	Total	Taux de ♂
14,5	2		2					
16,5	7		7					
18,5	9		9					
20,5	11		11		4	1	5	
22,5	10		10		9		9	
24,5	21	3	24	87,5	16	3	19	
26,5	34	1	35	97,1	31	5	36	86,1
28,5	48	10	58	82,7	17	7	24	70,8
30,5	76	15	91	83,5	22	6	28	78,5
32,5	94	38	132	71,2	17	9	26	65,3
34,5	130	49	179	72,6	15	10	25	60,0
36,5	139	90	229	60,6	7	7	14	
38,5	117	105	222	52,7	17	15	32	53,1
40,5	128	73	201	63,6	19	21	40	47,5
42,5	116	104	220	52,7	18	12	30	60,0
44,5	77	95	172	44,7	6	15	21	28,5
46,5	84	115	199	42,2	16	14	30	53,3
48,5	81	95	176	46,0	6	9	15	
50,5	42	57	99	42,4		13	13	
52,5	33	39	72	45,8	2	8	10	
54,5	26	28	54	48,1	2	3	5	
56,5	11	20	31	35,4		2	2	
58,5	2	5	7			1	1	
60,5	1	5	6		2		2	
62,5		2	2		1	1	1	
64,5						1	1	
Effectifs	1 299	949	2 248		227	162	389	

TABLEAU 14

Pourcentages sexuels chez Glycymeris glycymeris.

Centre des classes en mm	Baie de Morlaix				Rade de Brest Février - Avril 1963				Rade de Brest Mai - Septembre 1963		
	♂	♀	Total	Taux de ♂	♂	♀	Total	Taux de ♂	♂	♀	Total 1
20,5	1		1								
22,5	3	1	4								
24,5	6	5	11						1		1
26,5	10	7	17						4		4
28,5	19	6	25	76,0					2	2	4
30,5	23	11	34	67,6						1	1
32,5	29	17	46	63,0					1	1	2
34,5	27	25	52	52,0						2	2
36,5	38	32	70	54,2					4	5	9
38,5	30	32	62	48,3	1	2	3		5	4	9
40,5	27	27	54	50,0	2		2		7	4	11
42,5	27	32	59	45,7	5	3	8		8	3	11
44,5	15	22	37	40,5	6	10	16		8	6	14
46,5	9	8	17		6	7	13		3	1	4
48,5	5	6	11		17	25	42	40,4	3	2	5
50,5	2	3	5		20	42	62	32,2	5	7	12
52,5	3	1	4		49	71	120	40,8	7	13	20
54,5					67	118	185	36,2	8	6	14
56,5					88	126	214	41,1	12	15	27
58,5					126	179	305	41,3	9	17	26
60,5					139	184	323	43,0	11	21	32
62,5					120	186	306	39,2	5	11	16
64,5					112	140	252	44,4	9	9	18
66,5					73	79	152	48,0	8	9	17
68,5					41	46	87	47,1	5	7	12
70,5					13	21	34	38,2	4	3	7
72,5					7	8	15	46,6	2		2
74,5						1	1				
Effectifs	274	235	509		892	1 248	2 140		131	149	280
Moyennes de tailles	36,4	38,0	37,2		59,9	59,7	59,8		53,0	55,4	54,3

TABLEAU 15

Pourcentages sexuels chez Venus striatula *à Morgat (Finistère). Janvier 1963-mai 1964.*

	1er trimestre J.F.M.		2e trimestre A.M.J.		3e trimestre J.A.S.		4e trimestre O.N.D.		Total général		
Tailles en mm	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	Taux de masculinité
9						1				1	
10			1	1	1	0			2	1	
11			1	1	1	0			2	1	
12		1	2	2	1	3			3	6	
13	1	2	9	5	4	2		1	14	10	58,3
14	0	1	12	6	4	4		1	16	12	57,1
15	1	1	16	6	2	3		2	19	12	61,2
16	1	2	10	12	3	4	4	5	18	23	43,9
17	3	7	27	22	9	8	5	3	44	40	52,3
18	10	11	33	31	5	7	8	10	56	59	48,6
19	7	19	37	31	6	9	9	7	59	66	47,2
20	20	20	45	45	8	9	21	9	94	83	53,1
21	18	24	50	63	5	12	12	17	85	116	42,2
22	24	37	70	63	9	14	19	18	122	132	48,0
23	41	34	95	86	8	12	14	22	148	154	49,0
24	35	28	58	40	6	7	28	13	127	88	59,0
25	29	24	48	24	7	1	10	8	94	57	62,2
26	27	12	31	22	3	3	6	7	67	44	60,3
27	9	6	21	6	2		2		34	12	73,9
28	3	1	9	0	1		1		14	1	
29			4	3					4	3	
30			2	1					2	1	
31			1						1		
32			1						1		
Effectifs	229	230	583	470	85	99	139	123	1 036	922	
Taux de masculinité	49,8		55,3		46,1		53,0		52,9		

TABLEAU 16

Pourcentages sexuels chez Scrobicularia plana.

Classes en mm	Le Conquet		Plougoulm		Orio		Comillas		La Coruna		Caminha		Figueira		Total		Total général
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
16																	
17					2										2		2
18	1			1					1						2	1	3
19			1	1	1				1						3	1	4
20		1				2	1	1	1	1					2	5	7
21	2				1	2	2	1	4	8					9	11	20
22	1	2			6	4	1	6	1	6					9	18	27
23	3	4			3	4	8	5	7	8			3		24	22	46
24	1	3			9	5	5	4	12	12				1	27	25	52
25	3	1			7	10	6	8	8	11			1	2	25	32	57
26	1	7	1	1	10	12	9	12	14	12	1		9	14	45	58	103
27	1	2	2		14	9	12	10	14	12	1	1	10	12	54	46	100
28	3	3	3	3	25	30	16	9	10	13	1	3	18	11	76	72	148
29	4	1	5	3	29	25	11	18	13	18	1	2	22	21	85	88	173
30	2	3	11	15	23	29	22	14	14	12	1	1	21	26	94	100	194
31	2	2	13	14	25	30	18	17	20	18	1	4	23	23	102	108	210
32	8	5	22	27	25	38	21	12	14	7	2	3	28	32	120	124	244
33	12	10	20	22	20	24	16	17	6	4	2	3	25	34	101	114	215
34	10	13	14	18	19	25	18	13	2	2	3	5	28	24	94	100	194
35	10	11	18	14	9	9	18	21	3	1	10	13	12	12	80	81	161
36	12	13	8	10	11	4	14	10		1	16	18	8	7	69	63	132
37	18	12	5	8	2	5	5	13			30	25	5	5	65	68	133
38	13	12	4	4			5	7		1	47	38	2	2	71	64	135
39	19	22	1	1		1	7	6			33	36	2		62	66	128
40	22	35	2	1			3	4			35	29			62	69	131
41	41	29					1	4			22	20			64	53	117
42	27	38						8			22	18			49	64	113
43	22	30									9	13			31	43	74
44	29	23	2	1							4	6			35	30	65
45	19	24	2	4							2	6			23	34	57
46	16	17	2	1							2	1			20	19	39
47	9	6	3	1							1	1			13	8	21
48	4	1	1	1							1				6	2	8
49	1	1	1	2											2	3	5
50		2														2	2
51		1	3	1											3	2	5
52			1	1											1	1	2
53				1												1	1
54			1	2											1	2	3
55			2	1											2	1	3
56				1												1	1
	316	334	148	160	241	268	219	220	145	147	247	246	217	227	1 533	1 602	3 135

TABLEAU 17

Donax trunculus. *Sex-ratio. Morgat. Mai 1963, mai 1964.*

Taille en mm	♂	♀	Total
18	1	1	2
19		2	2
20		4	4
21	2	2	4
22	5	3	8
23	7	10	17
24	18	26	44
25	38	37	75
26	89	84	173
27	139	100	239
28	98	113	211
29	91	82	173
30	74	70	144
31	59	48	107
32	29	18	47
33	15	12	27
34	8	11	19
35	5	2	7
36	2	2	4
37	2		2
38	1		1
Effectifs	683	627	1 310

REMERCIEMENTS

En terminant ce travail, il m'est agréable de remercier M. le Professeur POISSON, mon maître en Zoologie, qui a bien voulu accepter de présider le jury.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à M. le Professeur FRANC, qui a orienté mes recherches et m'a proposé un sujet dont il avait pressenti tout l'intérêt. Il m'a assuré, malgré l'éloignement, une aide constante et attentive et a suivi avec sollicitude la genèse du présent travail.

Mes remerciements sincères vont également à MM. les Professeurs MAILLET et RICHARD, qui depuis mon entrée à la Faculté, ne m'ont jamais ménagé leur appui.

Je remercie vivement M. le Professeur GRASSÉ, pour avoir bien voulu assurer la publication de mon manuscrit,

— M. le Professeur TEISSIER, qui m'a plusieurs fois accueilli à la Station biologique de Roscoff, où j'ai tant appris,

— M. le Professeur ALLEGRET, pour son accueil bienveillant à son laboratoire et à la Station biologique de Bailleron.

Je ne saurais oublier mes collègues et amis de Brest, Rennes et Roscoff, en particulier BARBIER, CABIOCH, CADIOU, DEROUX, GLEMAREC, LEROUX et L'HARDY.

Je tiens enfin à exprimer combien j'ai apprécié l'aide amicale de M. MANAC'H, qui par son dévouement infatigable et son esprit inventif, a toujours surpassé sa fonction d'aide de laboratoire, pourtant si difficile dans les conditions d'installations provisoires qui nous étaient imposées.

DEUXIEME THESE

Progrès récents en Europe, d'une espèce envahissante:
Hydrobia jenkinsi Smith, Mollusque Gastropode.

Vu:

Le Président de la Thèse,
R. POISSON.

Vu:

Le Directeur de Thèse,
P. MAILLET.

Vu et approuvé,
Rennes, le 20 juillet 1964.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
J. BOCLE.

N° 148/F3/MC

Vu et permis d'imprimer,
Rennes, le 11 septembre 1964.

Le Recteur de l'Académie de Rennes,
H. LE MOAL.